ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 2 1980 N° 2

Juin 1980

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie — C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

- pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.
- pour les **abonnements et achats au numéro,** au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
- pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1980

Abonnement général : 640 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.
Section B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie : 100 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 130 F.

Les Directeurs de la Publication : Prs E.-R. Brygoo et M. Vachon.
No d'inscription à la Comission parit. des public. et agences de presse 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **2**, 1980, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), no 2.

SOMMAIRE

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section C, n° 2 : 51-56.

L'Anfatien et le Harounien (Quaternaire du Maroc occidental)

par Philippe Brébion *

Résumé. — Critères distinctifs et importance relative de l'Anfatien et du Harounien. Examen des dépôts à faune pauvre ou à faciès particulier.

Abstract. — Distinctive criterions and relative importance of Anfatian and Harounian. Investigation of the poor fauna and peculiar facies deposits.

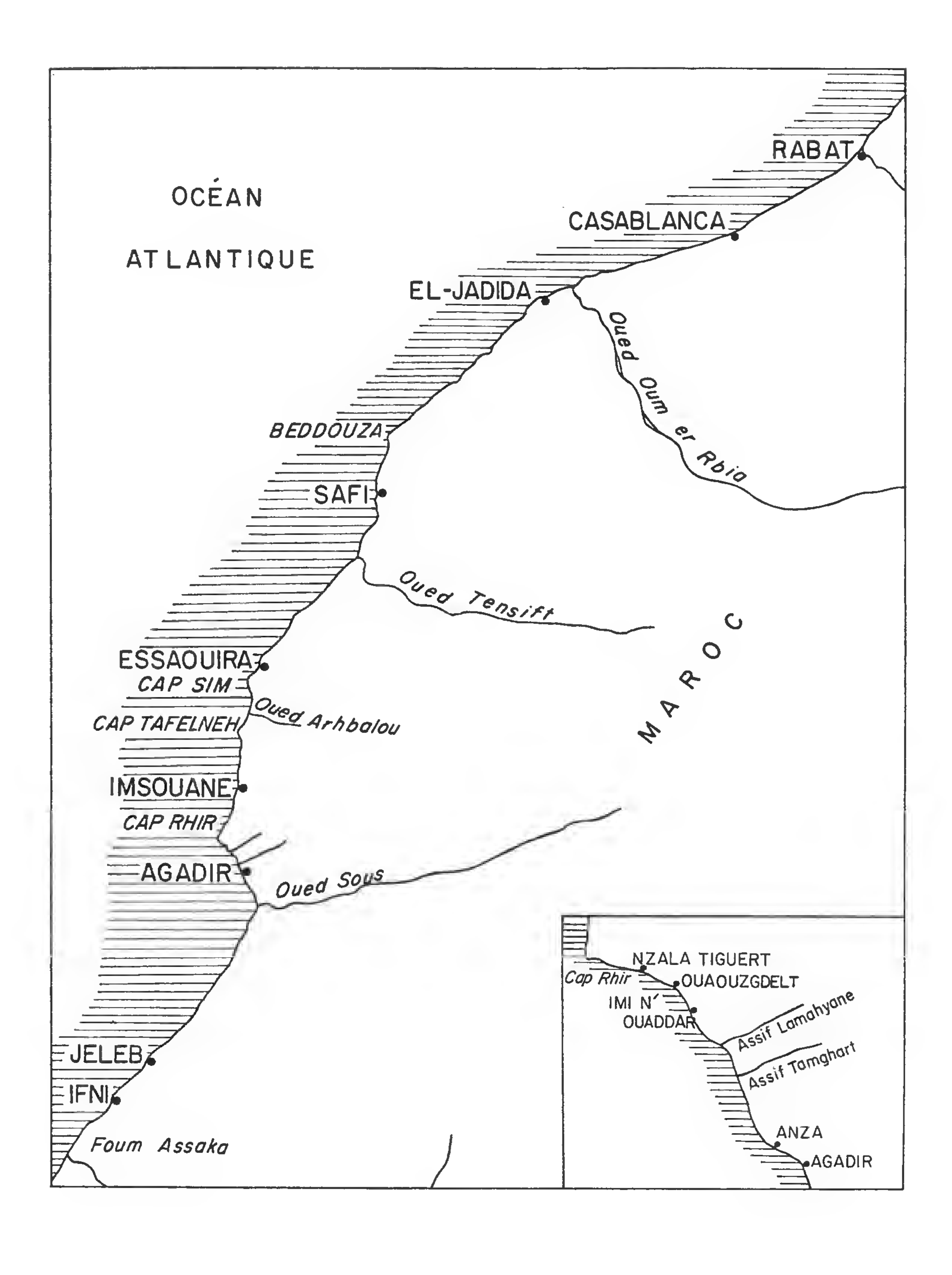
Introduction

Le Pléistocène moyen et supérieur du Maroc comprend trois étages : l'Anfatien, le Harounien et l'Ouljien. Le Harounien a été souvent considéré non comme un véritable étage, mais plutôt comme une simple récurrence de l'Anfatien. Ainsi G. Lecointre, en 1952 et 1963, réunissait-il ces deux niveaux sous le nom de Quaternaire récent I (= Tyrrhénien s. str.) qui s'opposait au Quaternaire récent II ou Ouljien (= Monastirien). M. Gigout, en 1960, désignait le Harounien sous le nom d'épisode de Khébitat. Enfin P. Biberson, en 1971, voyait dans toute cette période un cycle complexe mais unique. Corrélativement, dans l'intervalle de temps séparant l'Anfatien de l'Ouljien, on plaçait volontiers un seul cycle continental, le Tensiftien, subdivisé en deux parties par l'épisode marin. Au-dessus de celui-ci, on observe le Présoltanien qui n'est autre que le Tensiftien supérieur.

L'Anfatien était reconnu dans de nombreux gisements vers 30 m, tandis que le Harounien, affleurant un peu plus bas à 20 m, semblait beaucoup moins répandu. Ces attributions, basées surtout sur l'altitude des dépôts, faute de connaissances malacologiques suffisantes, étaient en grande partie inexactes. Les gisements réputés anfatiens appartiennent en fait à presque tous les niveaux quaternaires. Remarquons que, par suite d'une erreur d'estimation, certains d'entre eux se situent en réalité à 20 m, c'est-à-dire à l'altitude théorique du Harounien. Enfin il m'a paru indispensable de restreindre l'Anfatien à l'horizon G_2, car les deux autres horizons G_0 et G_1, de caractère relativement froid, ne sont que la suite des couches J post-maarifiennes. Cet ensemble correspond à de faibles incursions marines au cours de la période régressive amirienne (Mindel).

A la suite d'une révision de la faune de Gastéropodes, et en privilégiant dans la mesure du possible les critères paléontologiques par rapport aux critères altimétriques, j'ai proposé à partir de 1976 une répartition très différente des localités anfatiennes et harouniennes. Tandis que les premières étaient réduites à un petit nombre, les secondes constituaient un

* *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*



OCÉAN
ATLANTIQUE
RABAT
CASABLANCA
EL-JADIDA
Oued Oum er Rbia
BEDDOUZA
SAFI
Oued Tensift
MAROC
ESSAOUIRA
CAP SIM
Oued Arhbalou
CAP TAFELNEH
IMSOUANE
CAP RHIR
AGADIR
Oued Sous
JELEB
IFNI
Foum Assaka
NZALA TIGUERT
Cap Rhir
OUAOUZGDELT
IMI N'
OUADDAR
Assif Lamahyane
Assif Tamghart
ANZA
AGADIR

niveau assez constant de Rabat à Agadir. Dans un article tout récent (1980), j'ai remis brièvement en cause cette opinion. Je crois nécessaire de m'étendre davantage sur cette question.

Distinction de l'Anfatien et du Harounien

Dans mon étude de 1979, en raison de la pauvreté fréquente des faunes, l'attribution au Harounien n'était basée parfois que sur la croyance en un niveau constant de 20 m, alors que l'Anfatien, visible à plus haute altitude, semblait exceptionnel. En 1976, après un examen critique des gisements « anfatiens », je n'avais retenu comme assurées que les seules localités-types de Casablanca et Rabat. Mais j'avais rajouté progressivement la terrasse du nouveau puits à Imsouane, à la suite de nouvelles récoltes, l'Oued Tanani (Imi n'Ouaddar) dont la faune réduite à deux espèces avait pu cependant être interprétée dans le cadre de la biostratigraphie établie, enfin des gisements de découverte récente, Nzala Tiguert, Jeleb, Foum Assaka. Je n'avais pas tiré à l'époque les conclusions de ces nouveautés. En même temps que l'Anfatien reprenait une partie de l'importance qu'il avait autrefois, il s'avérait que l'altitude de 30 m communément admise n'était pas constante. Nous avons en effet : Rabat 25 m, Casablanca 34 m, Imsouane 8 m (dans un site particulièrement tectonisé), Oued Tanani 30 m (si la cote est exacte car G. Lecointre a souvent surévalué les altitudes), Nzala Tiguert 10 m. Je ne parle pas des localités au sud d'Agadir car, dans ce secteur stable, la hauteur des dépôts est toujours faible par rapport à celle du Nord-marocain.

L'utilisation du critère altimétrique est délicate. Les deux étages en question se rencontrent à des cotes voisines et il est impossible, lorsqu'un seul d'entre eux est représenté, de l'identifier sauf s'il est situé nettement au-dessus de 20 m, car il semble que le Harounien ne soit jamais aussi élevé.

Dans la plupart des cas on doit donc s'en tenir exclusivement aux données paléontologiques. Le Harounien se distingue de l'Anfatien par des caractères négatifs, il n'a guère de personnalité propre. Je rappelle la quasi-disparition de certaines coquilles chaudes : *Semicassis saburon* (Brug.), *Cymatium costatum* (L.), *Bursa scrobiculata* (L.), également celle des éléments du Quaternaire ancien qui vivent encore à l'étage précédent : *Trochita trochiformis* (Gm.), *Sphaeronassa mutabilis* (L.). Notons que *Acanthina plessisi* (L.) est désormais rare et de taille plus faible. On pourrait faire des remarques analogues pour la distinction du Harounien et de l'Ouljien. On voit en effet réapparaître dans ce dernier des formes chaudes qui ne sont d'ailleurs que partiellement les mêmes qu'à l'Anfatien. Les deux étages sont bien différents.

L'absence totale d'éléments caractéristiques de l'Anfatien ou de l'Ouljien dans une faune peut n'être due qu'à la pauvreté des récoltes ou encore à des conditions de milieu défavorables à ces derniers. Je l'ai déjà signalé à propos de l'Ouljien du Sud-marocain.

Les gisements d'apparence harounienne sont assez nombreux, mais seuls peuvent être acceptés comme certains ceux qui possèdent une faune abondante et variée. Les localités-types elles-mêmes n'ont fourni que peu de fossiles, notamment Casablanca ; Rabat est un peu plus fossilifère mais une partie des anciennes récoltes n'a pas été retrouvée dans les collections. Citons comme autres sites : Agadir (à 20 m et non 30 m) d'abord rattaché à

l'Anfatien, le nord du Cap Rhir et, déjà plus pauvre, Assif Lamahyane. Je ne puis retenir les localités suivantes dont l'âge demeure incertain : El Jedida (Dar Amenda), Cap Cantin (Beddouza), Oued Arhbalou, Tafelneh, Ouaouzgdelt, Assif Tamghart (Tama ou Ennza). Deux gisements, cependant riches en coquilles, méritent d'être étudiés plus en détail en raison de leur faciès particulier.

La terrasse dite de 30 m au Cap Rhir est attribuée traditionnellement à l'Anfatien. G. Lecointre avait établi une comparaison avec l'horizon G_1 de Casablanca malgré l'absence d'influences nordiques. En fait cette terrasse est plus proche de 20 m que de 30 m et sa faune banale paraît de prime abord harounienne. Le gisement est constitué par le platier lui-même sur lequel on observe en abondance *Patella intermedia* Jeff., *Monodonta lineata* (Da Costa) et *Melaraphe neritoides* (L.) qui peuplent les zones médiolittorale et supralittorale et ont été fossilisés à peu près sur place. Il s'y ajoute d'assez nombreuses espèces de mer plus profonde, mais de petites dimensions, et représentées chacune, sauf *Gibbula pennanti* (Phil.) la plus côtière, par quelques individus seulement. Les éléments propres à l'Anfatien, d'assez grande taille et d'origine infralittorale, ont peu de chance, s'ils ont vécu au large du Cap, d'être récoltés sur la terrasse. En fait on ne peut que signaler dans les anciennes collections deux spécimens de *Semicassis saburon* (Brug.) qui est une forme totalement inconnue dans le reste du Harounien. Mais cette unique espèce est insuffisante pour décider de l'âge du gisement.

A Anza (20 m) découvert il y a quelques années, nous avons une faune plus profonde avec également un faciès particulier dominé exceptionnellement par *Crepidula porcellana* Link et *Conus mediterraneus* (Brug.) sans signification stratigraphique. Le reste est composé encore de petites coquilles. Citons la présence de fragments d'*Acanthina plessisi* (Lec.), à l'exclusion de l'autre Pourpre *Thais haemastoma* (L.), normalement beaucoup plus abondant que le précédent dans le même milieu à partir du Pléistocène moyen, dont l'absence s'explique par la dimension bien plus considérable. Comme dans le cas précédent, il y a incertitude sur la datation quoique l'éventualité d'un âge anfatien soit moins probable.

Conclusions

En 1979, je voyais encore dans l'Anfatien et le Harounien deux étages bien définis stratigraphiquement et malacologiquement, avec le premier beaucoup moins répandu que le second. Aujourd'hui, ainsi que je l'ai exposé en 1980, je ne les situe pas sur un même plan. J'attache une grande importance au fait que l'un correspond à un interglaciaire et l'autre à un interstade. Il y a eu quelque sorte retour à des idées plus anciennes où le Harounien n'était, selon plusieurs auteurs, qu'une récurrence intra-rissienne de l'Anfatien. Cependans ces derniers n'avaient pas remarqué la différence climatique entre les deux périodes. De plus, mes critiques concernant l'âge de la majorité des gisements « anfatiens » demeurent valables, à l'exception peut-être de la terrasse moyenne du Cap Rhir pour laquelle je réserve mon jugement. Remarquons que, du point de vue morphologique, l'Anfatien serait plus satisfaisant.

En dehors des localités-types je retiens pour l'Anfatien : Imsouane (nouveau puits), Nzala Tiguert, Oued Tanani (Imi n'Ouaddar), Jeleb, Foum Assaka. A côté des gisements

discutables indiqués plus haut, je signale encore comme possible la carrière Bou Zellou vers 35 m près de l'Assif Tamghart, datée auparavant du Maarifien. L'altitude est celle de l'Anfatien de Casablanca. On y rencontre, entre autres, deux espèces dont l'une, *Acanthina plessisi* (Lec.), est surtout abondante dans le « Quaternaire ancien », l'autre, *Semicassis saburon* (Brug.) dans le « Quaternaire récent ». Je rappelle que l'Anfatien, qui correspond au Quaternaire moyen, est défini par la réunion des coquilles appartenant à ces deux périodes. Notons que *S. saburon* est inconnu dans les autres localités maarifiennes. Il a été signalé dans le Moghrébien supérieur — Messaoudien, mais seulement au sud du cap Juby, c'est-à-dire en dehors des limites biogéographiques du Quaternaire marocain. La rareté du matériel récolté dans la carrière Bou Zellou ne permet pas de conclure avec certitude. Dans le cas où l'âge anfatien serait confirmé, il faudrait rattacher au Harounien l'autre gisement de l'Assif Tamghart, Tama ou Enuza, qui affleure beaucoup plus bas.

Pour le Harounien je cite Rabat, Casablanca, le nord du Cap Rhir, Assif Lamahyane et Agadir. Il y a donc, dans l'état de nos connaissances, prédominance de l'Anfatien. Ce dernier, sans être très fréquent, est cependant répandu tout le long du littoral jusqu'aux abords de l'Oued Drâ. Mais on ne pourra juger de son importance réelle par rapport à l'étage suivant que lorsque l'on aura daté les dépôts controversés. Sa présence dans le secteur sud mérite d'être soulignée. Dans cette région demeurée stable, seuls ont été observés les niveaux de mer chaude correspondant aux interglaciaires. On peut supposer que les dépôts harouniens contemporains d'un interstade rissien culminent à une cote inférieure à celle de l'Anfatien et ont été balayés ou recouverts par la transgression ouljienne qui atteint presque l'altitude de l'Anfatien. Peut-être faut-il expliquer de façon analogue l'absence du Maarifien dans ce même secteur. Il convient toutefois de remarquer que la région située au sud d'Agadir a été moins explorée.

Il y aurait peut-être lieu de modifier légèrement la biostratigraphie marocaine. En effet, si l'on admettait l'âge anfatien de la terrasse moyenne du Cap Rhir et d'Anza, il faudrait éliminer du Harounien les espèces chaudes qui ont été récoltées exclusivement dans ces deux localités : *Nerita* sp., *Xenophora* sp., *Semicassis saburon* (Brug.), *Anachis* sp., coquilles que l'on reverra, sauf la première, à l'Ouljien ainsi que diverses autres formes ayant vécu à l'Anfatien. De plus, si l'on rapporte la carrière Bou Zellou à ce même étage, *S. saburon* est également à exclure du Maarifien.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BIBERSON, P., 1971. — Index-cards on the Marine and Continental Cycles of the Moroccan Quaternary. *Quaternaria*, **13** : 76 p., 4 fig., 1 tabl.

BRÉBION, Ph., 1976. — Étude biostratigraphique des Gastéropodes du Quaternaire marin du Maroc atlantique. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **283** : 1579-1582.

— 1979. — Étude biostratigraphique et paléoécologique du Quaternaire marocain. *Annls Paléont. (Invert.)*, **65** (1) : 1-42, 1 carte, 5 tabl.

— 1980. — Corrélations des terrasses marines du Maroc atlantique avec le Quaternaire méditerranéen et les phénomènes glaciaires. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **2**, sect. C, nº 1 : 17-24.

GIGOUT, M., 1960. — Nouvelles recherches sur le Quaternaire marocain et comparaison avec l'Europe. *Trav. Lab. Géol. Univ. Lyon*, n.s., (6) : 1-158, 4 pl., 29 fig.

LECOINTRE, G., 1952. — Recherches sur le Néogène et le Quaternaire marin de la côte atlantique du Maroc. *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, **1** (99) : 1-198, 8 pl., 100 fig. ; **2** (99) : 1-170, 28 pl., 13 fig.

— 1963. — *Id.*, supplément, **3** (174) : 1-75, 2 pl., 7 fig.

Manuscrit déposé le 22 février 1980.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **2**, 1980,
section C, n° 2 : 57-85.

Crouzelia rhodanica, nouvelle espèce de Primate catarhinien, et essai sur la position systématique des Pliopithecidae

par Léonard GINSBURG et Pierre MEIN *

Résumé. — Description de *Crouzelia rhodanica* nov. sp., de La Grive-Saint-Alban, qui montre des caractères progressifs par rapport à *C. auscitanensis* de Sansan. Les Pliopithecidae peuvent être divisés en deux sous-familles, d'une part les Pliopithecinae, avec *Pliopithecus antiquus*, *Pl. piveteaui* et *Pl. vindobonensis*, d'autre part les Crouzelinae, avec *Crouzelia auscitanensis*, *C. rhodanica*, *Plesiopliopithecus lockeri* et *Anapithecus hernyaki*. Les Pliopithecidae sont à éloigner des Hylobatidae. Ils présentent des caractères plésiomorphes qui les placent à la racine des Catarrhini, près des Propliopithecidae. Ils forment avec eux le « parvorder » des Eocatarrhini nov., par opposition aux Eucatarrhini qui englobent les Cercopithecoidea et les Hominoidea. Par contre, les formes du Miocène d'Asie *Dionysopithecus shuangouensis*, *Krishnapithecus* (n. gen.) *krishnaii* et *K. posthumus* sont bien à rattacher aux Hylobatidae.

Abstract. — A new species of Catarrhini, *Crouzelia rhodanica*, from La Grive-Saint-Alban, is described. This form is slightly more progressive than *C. auscitanensis* from Sansan. An analysis of all Pliopithecidae leads to consider two subfamilies : Pliopithecinae with one genus, *Pliopithecus* (*Pl. antiquus*, *Pl. piveteaui*, *Pl. vindobonensis*) and Crouzelinae with three genus : *Crouzelia*, *Plesiopliopithecus* and *Anapithecus*. Pliopithecine forms are not only more primitive than Hylobatidae but also than Cercopithecoidea and have to be closely related with Propliopithecidae. The Miocene asiatic Primates *Dionysopithecus shuangouensis*, *Krishnapithecus* (nov. gen.) *krishnaii* and *Kr. posthumus* have to be included in Hylobatidae.

Longtemps les seules formes de Primates Catarhiniens connues dans le Miocène moyen d'Europe furent le *Pliopithecus antiquus* (Blainville, 1839), rattaché alors aux Gibbons (Hylobatidés), et le Pongidé *Dryopithecus fontani* Lartet, 1856, tous deux établis sur des matériaux provenant du Bassin d'Aquitaine. Depuis, et surtout depuis la dernière guerre, les découvertes se sont multipliées et, pour le seul genre *Pliopithecus*, on compte aujourd'hui cinq espèces, réparties sur quatre sous-genres : *Pliopithecus* (*Pliopithecus*) *antiquus* (Blainville, 1839) (= *Pl. platyodon* Biedermann, 1863), *Pl.* (*Pl.*) *piveteaui* Hurzeler, 1954, *Pl.* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis* Zapfe et Hurzeler, 1957, *Pl.* (*Plesiopliopithecus*) *lockeri* Zapfe, 1961, et *Pl.* (*Anapithecus*) *hernyaki* Kretzoi, 1974. Un genre voisin a été récemment décrit, *Crouzelia*, avec l'espèce *C. auscitanensis* (cf. GINSBURG, 1973). Malgré un essai de ce dernier auteur (1973), la phylogénie des Pliopithécinés reste très problématique (GINSBURG, 1977),

* L. GINSBURG : *Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon 75005 Paris.*
P. MEIN : *Département des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard, Lyon, 27-43 Boulevard du 11 novembre, 69622 Villeurbanne.*

en raison principalement de la rareté du matériel. Quelques découvertes récentes faites en France nous ont amenés à reprendre ce problème. De nouvelles solutions sont proposées.

Le nouveau *Crouzelia* de La Grive-Saint-Alban (Isère)

Le célèbre gisement de La Grive-Saint-Alban a livré récemment à P. Mein une petite dent typique de Primate qu'il a immédiatement rapproché de *Crouzelia*. C'est une dent allongée, sensiblement inscrite (en vue occlusale) dans un rectangle, et comportant un trigonide haut et court suivi d'un talonide plus allongé. Le trigonide est formé de deux pointes subégales, le protoconide et le métaconide, et d'un creux antérieur. Cette fovea est limitée antérieurement par une paroi continue formée par la réunion des crêtes antérieures du protoconide et du métaconide. Le protoconide est en position légèrement plus antérieure que le métaconide. Le talonide est formé par un fort hypoconide et un entoconide plus reculé et plus petit. Une arête continue relie le sommet du protoconide au sommet de l'hypoconide et une autre la poursuit du sommet de l'hypoconide à celui de l'entoconide, formant au passage la muraille postérieure de la dent. Du protoconide part, vers l'intérieur et l'arrière, une petite crête en relief et de l'hypoconide descend, vers l'intérieur et l'avant, une autre crête qui rejoint la première pour former ce qu'Hurzeler (1954) a nommé le triangle pliopithécin. Il s'agit donc d'un Pliopithecidae. La dent est fraîche et ne porte aucune trace d'usure. Mais les tubercules, au lieu d'être épais comme chez *Pliopithecus*, sont grêles comme chez *Crouzelia*. L'espèce-type du genre, *Crouzelia auscitanensis*, est caractérisée en outre par la forte réduction de l'hypoconulide des molaires inférieures. Or ici, cet élément est totalement absent. On peut donc attribuer cette dent au genre *Crouzelia*. La disparition de l'hypoconulide permet de la considérer comme appartenant à une espèce différente et nouvelle, dont nous donnerons ainsi les caractéristiques :

Crouzelia rhodanica nov. sp.

Diagnose : *Crouzelia* de plus petite taille que l'espèce-type ; en diffère morphologiquement par la perte totale (sur la seule molaire connue) de l'hypoconulide et par l'accentuation de la crête longitudinale coupante qui relie le protoconide à l'hypoconide.

Holotype : M_2 gauche (germe), FSL 65626, découverte le 6 juin 1976.

Mensurations : diamètre mésio-distal = 5,64 mm ; diamètre vestibulo-lingual maximal au trigonide = 4,03 mm ; diamètre vestibulo-lingual maximal au talonide = 4,16 mm.

Derivatio nominis : D'après la région (le bassin rhodanien) où se trouve le gisement.

Locus typicus : La Grive-Saint-Alban (Isère). Fente karstique L 7 — zone MN 7 de l'échelle chronostratigraphique continentale établie sur les Mammifères, correspondant à un haut niveau du Miocène moyen.

Discussion

La petite M_2 de La Grive-Saint-Alban offre avec *Crouzelia auscitanensis* les caractères communs suivants : proportions générales, allongement des crêtes longitudinales reliant

1a

1b

2a



FIG. 1-2. — *Crouzelia* : 1, *Crouzelia rhodanica* nov. sp., M_2 gauche type, de La Grive-Saint-Alban (FSL 65626) : a, face occlusale ; b, face externe. × 6. — 2, *Crouzelia auscitanensis*, Mandibule gauche type, avec $P_4M_1M_2$, de Sansan (Sa 999) : a, face occlusale ; b, face externe. × 6.

les cuspides principales, présence du triangle pliopithéein. Elle en diffère par l'exagération des caractères qui démarquent justement *Crouzelia auscitanensis* des espèces du genre (et du sous-genre) *Pliopithecus* : réduction de l'hypoconulide et, dans une moindre mesure, de l'entoconide, allongement des crêtes transversales, réduction des éléments cingulaires vestibulaires. Le gisement de La Grive étant un peu plus récent que celui de Sansan (MN 6), il est tentant de relier phylogénétiquement les deux espèces.

L'allongement des crêtes longitudinales des molaires inférieures, la réduction de l'entoconide et de l'hypoconulide sur les mêmes dents, ainsi que la forme de P_4, au trigonide haut dominant un talonide réduit, rapprochent le genre *Crouzelia* du *Pliopithecus* (*Plesiopliopithecus*) *lockeri*. La forme des tubercules des molaires correspond à un régime de mangeurs de feuilles que l'on ne retrouve pas chez les vrais Pliopithèques. Aussi l'espèce *lockeri* nous paraît être à retrancher du genre *Pliopithecus*. On ne peut la mettre cependant dans le genre *Crouzelia*, en raison principalement de sa P_4 au talonide beaucoup plus important et long et de sa M_1 au contraire plus courte et aux crêtes longitudinales moins allongées. Il s'agit donc bien d'un genre distinct. Nous élèverons donc le sous-genre *Plesiopliopithecus* au niveau générique.

Il nous semble aussi que le *Pliopithecus* (*Anapithecus*) *hernyaki* de Hongrie présente des ressemblances du même ordre avec les *Crouzelia*. Les tubercules principaux des molaires sont en effet relativement peu épais, les crêtes qui les rejoignent longues et bien en relief, la fosse trigonide est très grande, tandis que l'entoconide est réduit. Un régime plus folivore que granivore nous paraît avoir dû être celui du Primate hongrois, que nous appellerons *Anapithecus hernyaki* (Kretzoi).

Sur un fragment d'humérus de La Grive-Saint-Alban

Une extrémité proximale d'humérus de Primate provenant des anciennes fouilles de La Grive-Saint-Alban, et n'ayant jamais été décrite, mérite de prendre sa place ici. L'os est brisé à un centimètre environ au-dessous du trochin et est assez bien conservé, malgré une usure très nette sur la face antérieure, qui atténue la vigueur des crêtes sous-trochitérienne et sous-trochinienne. Sa taille et sa morphologie sont presque identiques à celles de *Pliopithecus* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis*. La tête humérale est bien arrondie, en forme de portion de sphère légèrement aplatie et peu détachée de l'axe de la diaphyse, comme chez *Pliopithecus* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis*. Le trochiter et le trochin ont la même position et sensiblement la même force. Entre ces deux tubercules, la gouttière bicipitale est large, peu profonde et orientée subverticalement comme chez le Pliopithèque de Neudorf-Spalte. Les seules différences résident dans le plus grand allongement vers le bas du trochin, dans la tête articulaire qui, pour une même section diapophysaire, est un peu plus volumineuse et s'élève un peu plus haut que le trochiter. De même l'insertion pour le petit rond (m.teres minor) est en creux au lieu d'être en relief. Mais ce détail est vraisemblablement sans importance, les deux cas pouvant exister chez différents sujets d'une même espèce. On doit donc rapporter le fragment d'humérus de La Grive au Pliopithèque le plus proche, par la taille et la morphologie dentaire, de *Pl. vindobonensis*. Il s'agit manifestement de *Pl. antiquus*. Cette espèce est donc maintenant connue à La Grive par deux pièces : d'une part cette extrémité d'humérus, d'autre part la portion de mandibule décrite et figurée par Depéret

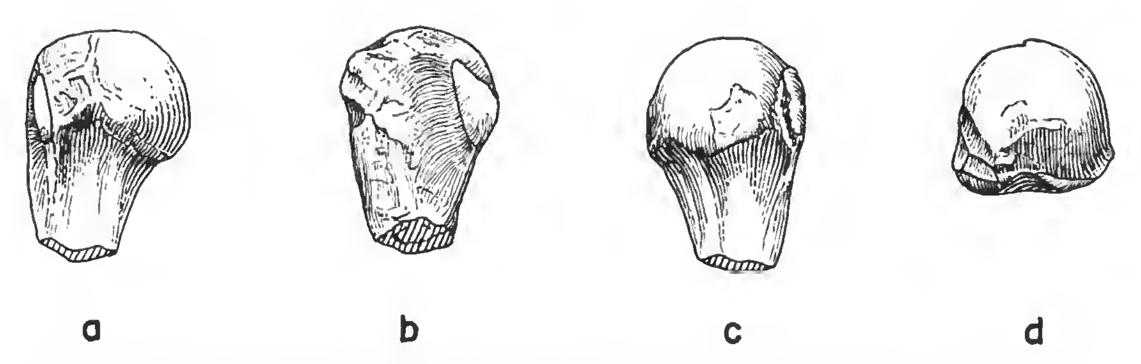


Fig. 3. — *Pliopithecus antiquus*, extrémité proximale d'humérus droit de La Grive-Saint-Alban : a, face interne ; b, face antérieure ; c, face postérieure ; d, face supérieure. × 1.

(1887, pl. XIII fig. 1) sous le nom de *Pliopithecus antiquus* race *chantrei*. Il semble qu'à cette époque c'est la carrière Peyre et Beau qui était exploitée. D'après Depéret (*op. cit.* : 61), il y avait dans cette carrière plusieurs fissures, mais une seule fossilifère. Or dans cette même carrière, des recherches récentes de l'un de nous (P. Mein) ont permis de retrouver quelques blocs concrétionnés contenant des Rongeurs de la zone mammalienne MN 8. On peut donc supposer avec beaucoup de vraisemblance un âge identique pour la mandibule décrite par Depéret.

L'Âge des gisements à Pliopithèques

En France, la succession chronologique des gisements ayant livré des restes de Pliopithécidés paraît claire. Le plus ancien niveau est celui des faluns marins de la Touraine et de l'Anjou, caractérisé par *Megacricetodon bourgeoisi*, *Cricetodon aureus*, *Prolagus vasconiensis-oeningensis*, *Bunolistriodon lockharti*, *Dicrocerus elegans parvíceros*, *Palaeomeryx* sp. taille entre *kaupi* et *magnus*.

Dans le bassin d'Aquitaine, le gisement de Sansan est plus récent, avec *Cricetodon sansaniensis*, *Megacricetodon minor*, *M. crusafonti*, *Prolagus oeningensis*, *Sansanosmilus palmidens*, *Listriodon splendens*, *Dicrocerus elegans elegans*, *Micromeryx flourensianus* et *Palaeomeryx magnus*.

Le gisement de Liet, où des restes de Pliopithèques ont été récemment signalés (Collier, 1978) est du même âge, ou sensiblement du même âge que Sansan, avec en particulier *Cricetodon sansaniensis*, *Prolagus oeningensis* var. et *Micromeryx flourensianus*.

Enfin le gisement complexe de La Grive-Saint-Alban est plus récent, avec les fissures renfermant *Megacricetodon gregarius*, *Cricetodon albanensis*, *Euprox furcatus* etc. (MN 7) et celles renfermant *Hispanomys bijugatus*, *Fahlbuschia crusafonti*, *Protragocerus chantrei*, *Agnotherium grivense* (MN 8).

En Autriche se trouvent les gisements de Neudorf-Spalte, à *Pliopithecus* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis*, ceux de Göriach et de Neudorf-Sandberg, à *Pliopithecus* (*Pliopithecus*) cf. *antiquus* ainsi que celui de Trimmelkam qui a livré *Plesiopliopithecus lockeri*.

Zapfe (1969) a donné un tableau récapulatif où l'on voit à la base Neudorf-Spalte, dans le Karpatien, puis successivement plus haut, et tous dans le Badénien : Trimmelkam, Göriach et Neudorf-Sandberg.

Le problème qui se pose est de dater le gisement de Neudorf-Spalte par rapport à Sansan et les faluns du bassin de la Loire. La comparaison directe des listes classiques données par les auteurs pour les gisements de Sansan (Richard, 1948 ; Ginsburg, 1963) et de Neudorf-Spalte (Zapfe, 1960) semblait donner un âge plus récent à ce dernier gisement. En effet, le *Palaeomeryx magnus*, signalé à Sansan, est classiquement considéré comme plus petit et plus ancien que *Palaeomeryx eminens*, justement présent à Neudorf-Spalte. De plus, existe à Neudorf le Suidé *Conohyus simorrensis*, qui apparait par migration au cours du Miocène moyen et qui n'était pas connu alors dans les gisements antérieurs à Simorre, c'est-à-dire entre autres Sansan et les faluns de la Touraine. Sa présence à Neudorf marquait bien son âge plus récent. A ces arguments s'ajoutait que le Pliopithèque de Neudorf paraissait plus évolué que celui de Sansan (Ginsburg, 1968). Mais, depuis, différentes découvertes ont remis ces résultats en cause. Tout d'abord, en 1972, Cicha, Fahlbusch et Fejfar considèrent que le *Democricetodon vindobonensis* de Neudorf-Spalte serait l'ancêtre du *Democricetodon gaillardi* de Sansan. Puis le migrant *Conohyus simorrensis* a été retrouvé à Sansan et en différents points des faluns de la Touraine (Ginsburg, 1977), tandis que les nouvelles découvertes de Pliopithèque (Kretzoi, 1974) tendaient à montrer la grande diversité du groupe et remettait implicitement en question toutes les filiations proposées. Enfin, nous avons pu étudier le *Palaeomeryx* de Neudorf-Spalte, grâce au Professeur Zapfe qui nous a envoyé de magnifiques moulages. Il ressort de leur examen que le *Palaeomeryx* de Sansan est plus grand que celui de Neudorf. On sait aujourd'hui, depuis que Ginsburg et Heintz (1966) l'ont précisé, qu'il n'y a en Europe qu'une seule lignée de *Palaeomeryx*, dont l'évolution se manifeste par un accroissement régulier de taille de la base de l'Orléanien (MN 3 de l'échelle chronostratigraphique mammalienne) au sommet de l'Astaracien (MN 8). Mais, à une époque donnée, et même dans un seul gisement, les écarts de taille sont relativement grands. De gisements plus anciens en gisements plus récents, la moyenne des tailles augmente mais les segments ou les nuages de points représentant graphiquement l'ensemble des populations peuvent se chevaucher. Il est donc souvent difficile de donner un nom précis à un animal pris isolément. Or, à Pontlevoy, la longueur des M_3 du *Palaeomeryx* va de 26,3 mm à 34,5 mm, celles de Sansan de 33,0 à 39,7 mm. Si l'on tient compte du fait que la plus petite M_3 de Sansan est pathologique, montrant en particulier toute la région antérieure déformée et rabougrie, on aura une amplitude de variations, pour les dents saines (11 spécimens) de 33,5 à 39,7 mm seulement. Or la M_3 de Neudorf-Spalte mesure 32,7 mm de long. Elle se trouve donc sous la limite inférieure de la population de Sansan et dans la partie sommitale de la population de Pontlevoy-Thenay.

Par ailleurs, les deux Rongeurs *Lartetomys zapfei* et *Eumyarion weinfurteri* de Neudorf-Spalte se retrouvent à Vieux-Collonges, tandis que *Lartetomys zapfei* a été aussi signalé dans les faluns de la Touraine (Ginsburg et Sen, 1977). Or ces deux gisements français sont indiscutablement plus anciens que Sansan. Par contre, l'Eomyidé *Keramidomys octaviae* de Sansan a été considéré par S. Baudelot (1972) comme la forme ancestrale de *K. carpathicus* de Neudorf-Spalte. Mais à cette époque, l'on ne connaissait de *K. carpathicus* que les types (figurés par Schaub et Zapfe en 1953). Depuis, Fejfar (1974) a publié une étude sur une population importante d'Éomyidés de Neudorf, d'où il ressort que les

types de *K. carpathicus* sont très progressifs pour la population et que 85 % des M^1-M^2 présentent un mésolophe long et 70 % un antérolophe long. Ces pourcentages ne semblent pas différer de ceux observés à Sansan. De plus les tailles sont les mêmes. Cette lignée d'Éomyidés semble caractérisée par la lenteur de son évolution. On peut même se demander si *K. thaleri* de Vieux-Collonges, *K. carpathicus* de Neudorf-Spalte et *K. octaviae* de Sansan ne sont pas synonymes.

Le gisement de Neudorf-Spalte est donc nettement à placer au-dessous de celui de Sansan.

A l'appui de cette datation, l'étude du gisement de Neudorf-Sandberg semble pouvoir apporter une confirmation. On sait que les sables qui constituent ce gisement forment, avec les argiles — plus anciennes — de la gare de Neudorf, un ensemble de sédiments marins côtiers représentant la transgression de la mer badénienne dans l'est du bassin de Vienne. L'arrivée de la mer a scellé définitivement le système karstique dont fait partie la fente à Mammifères de Neudorf-Spalte, qui est donc plus ancienne (Zapfe, 1953, 1969). Or ce gisement de Neudorf-Sandberg contient, au milieu d'une majorité d'éléments fauniques que l'on retrouve plus ou moins dans tout l'Astaracien (MN 6, 7 et 8), quelques formes qui permettent de le situer certainement au-dessus de la MN 6 : ce sont le Rhinocérotidé *Dicerorhinus steinheimensis*, le Proboscidien *Deinotherium levius* que l'on connaît tous deux seulement dans les zones MN 7 et 8, tandis que la présence d'un Tragocère indique un âge postérieur à MN 7. Le gisement de Neudorf-Sandberg appartient à la MN 8. Mais il contient aussi *Bunolistriodon lockharti*, dont la répartition stratigraphique est exclusivement la moitié supérieure de l'Orléanien (MN 4b + 5). Sa présence dans les sables marins de Neudorf est choquante, et l'on peut se demander légitimement si le fossile n'est pas un élément remanié. A l'appui de cette hypothèse, nous ferons un parallèle avec les faluns de l'Anjou qui, comme à Neudorf-Sandberg, sont des sédiments marins néritiques et n'ont livré, à quelques exceptions près et toujours comme à Neudorf-Sandberg, que des dents isolées et des os plus ou moins roulés de Mammifères. Or ces faluns de la Touraine et de l'Anjou sont célèbres par la faune remaniée qu'ils renferment, mélangée à la faune contemporaine du dépôt lui-même (Ginsburg, 1972). La même remarque peut être faite pour le Lutétien marin de Damery, où des éléments mammalogiques d'âge cuisien ont été trouvés avec des restes de Mammifères lutétiens (Ginsburg, Lapierre et Montenat, 1967). Nous citerons aussi les Crags de l'Angleterre, où des restes de Mammifères éocènes sont mélangés à la faune quaternaire. On pourrait multiplier les exemples. C'est un fait maintenant établi que les faunes de Mammifères terrestres contenus dans les sédiments marins contiennent assez fréquemment des éléments remaniés que seule l'étude paléontologique permet de mettre en évidence. Il semble que ce soit le cas à Neudorf-Sandberg pour *Bunolistriodon lockharti*, auquel on peut sans doute ajouter *Potamotherium miocenicum* qui n'a jamais été signalé, à part à Neudorf-Sandberg, au-dessus du Karpatien. D'où proviennent ces fossiles remaniés ? La seule faune continentale connue dans la région de Neudorf est celle de la fente de Neudorf-Spalte, dont justement l'âge est compatible avec celui de nos deux fossiles, et particulièrement celui de *B. lockharti*. On admettra donc, jusqu'à plus ample informé, que les deux fossiles d'âge orléanien proviennent d'une formation analogue, contemporaine ou subcontemporaine de celle de la fente karstique. Si cette hypothèse s'avère exacte, il faudra ajouter *Bunolistriodon lockharti* et *Potamotherium miocenicum* à la liste de la faune de Neudorf-Spalte, ce qui confirme son âge antérieur à celui de Sansan.

Par contre, Cicha, Fahlbusch et Fejfar (1972) ont montré, sur l'étude des Rongeurs, que Neudorf-Spalte était plus récent que Vieux-Collonges, lequel est voisin de Pont-Levoy, ainsi que l'ont montré Ginsburg et Sen (1977), sur l'étude des Rongeurs aussi. Le gisement de Neudorf-Spalte se trouve donc être un peu plus récent que ceux de Pontlevoy-Thenay, d'après les Rongeurs. La taille de l'exemplaire unique de *Palaeomeryx* de Neudorf-Spalte situé au haut de la représentation graphique de la population de Pontlevoy s'accorde parfaitement avec cette chronologie.

En définitive, les plus anciens gisements ayant livré du Pliopithèque sont les faluns de la Touraine et Neudorf-Spalte de la zone MN 5. Les Pliopithèques sont-ils réellement arrivés en Europe venant d'Afrique, à cette époque? C'est fort probable. Cependant, il n'est pas exclu qu'ils soient arrivés en Europe orientale un peu plus tôt. En effet, les connexions avec l'Afrique semblent avoir été brèves et rares au Miocène. Les plus anciens immigrants d'Afrique sont le Proboscidien *Gomphotherium angustidens* et le Créodonte *Hyainailouros sulzeri*, qui apparaissent pour la première fois en Europe à Artenay, à la base de la zone MN 4. Au-dessus, toujours dans la MN 4, arrive d'Afrique *Deinotherium bavaricum*. Dans la MN 5, le seul migrant d'Afrique connu est le Pliopithèque. On peut donc se demander si le premier Pliopithécidé n'a pas quitté l'Afrique avec les Proboscidiens, par la voie orientale, et s'est d'abord différencié en plusieurs formes en Turquie ou en Europe orientale avant d'apparaître un peu plus tard dans nos gisements plus occidentaux.

Variations individuelles chez les Pliopithèques

Les variations de taille et les variations morphologiques sont assez importantes chez les Pliopithèques. Dans la seule population de Neudorf-Spalte, où la seule espèce *Pliopithecus* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis* est représentée, les différences entre les trois individus connus sont étonnantes. Les magnifiques figurations que Zapfe (1960) a données de tout son matériel le montrent de manière éclatante. Les écarts morphologiques sont particulièrement manifestes sur les trois molaires supérieures (cf. Zapfe, *op. cit.*, fig. 5) et les deux dernières molaires inférieures (Zapfe, *op. cit.*, fig. 9). De telles variations ont été aussi mises en évidence sur les M_3 de *Pliopithecus piveteaui* (Ginsburg, 1975). Nous redonnons ici, à cet effet, la figuration des principales M_3 déjà connues des faluns, auxquelles nous ajoutons celles de quelques matériaux nouveaux, en particulier deux M_3 trouvées à Savigné-sur-Lathan par M. Quatrehomme et qu'il a bien voulu nous confier pour étude. La plus grosse de ces dents est conforme au schéma et à la taille générale des autres M_3 du Pliopithèque des faluns. Mais la petite intrigue. Non seulement elle est beaucoup plus petite, mais sa morphologie est simplifiée. Cependant elle comprend les éléments essentiels de *Pliopithecus*, à savoir les cinq tubercules principaux (proto-, méta-, hypoconide, hypoconulide et entoconide), une fosse trigonide nette, bien délimitée mais petite, un triangle pliopithècin, un petit élément cingulaire externe et un rétrécissement postérieur. De plus les tubercules sont relativement épais et il n'y a pas de crêtes longitudinales les reliant. Il ne peut donc s'agir que d'une forme appartenant ou s'apparentant au genre *Pliopithecus*. Sur le diagramme de points, toutes les autres M_3 de *Pliopithecus piveteaui* sont groupées et notre pièce s'en trouve très écartée. On serait tenté d'y voir une espèce nouvelle, de petite taille, de *Pliopithecus*, mais les écarts de taille avec les autres M_3 de *Pliopithecus*

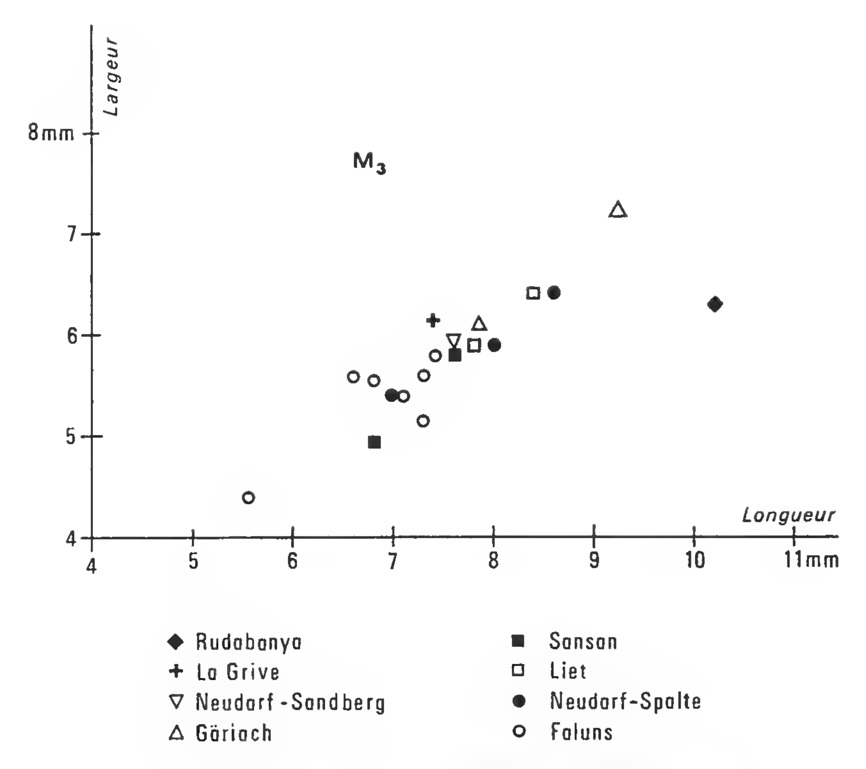


FIG. 4. — Diagramme des mesures (en millimètres) des M_3 des pliopithèques.

piveteaui ne dépassent que de peu l'amplitude de variations observées sur les M_3 moins nombreuses de *Pl.* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis* du gisement unique de Neudorf-Spalte. Nous considérons donc actuellement la petite M_3 de la collection QUATREHOMME comme un *Pl. piveteaui* de petite taille.

M. QUATREHOMME a aussi récolté dans les faluns de l'Anjou, à Hommes, une M_1 qui, par la forme carrée de l'arrière de son profil occlusal, par le resserrement de sa partie antérieure et la position de son hypoconulide, l'écarte de la M_1 déjà connue des faluns et rappelle à la fois, mais par certains côtés seulement, l'individu I du Pliopithèque de Neudorf-Spalte et la M_1 de *Pliopithecus antiquus* d'Oppeln figurée par WEGNER en 1913 (pl. XI fig. 10). Il reste à remarquer au passage que sur cette dernière dent l'hypoconulide a pratiquement disparu et la fosse trigonide est bien mal délimitée à l'avant.

Enfin, chez *Pliopithecus antiquus*, les variations sont telles qu'HURZELER (1954) n'a retenu comme appartenant certainement à cette espèce que le spécimen-type. Les deux autres pièces provenant de Sansan et découvertes par LARTET en sont écartées. La première, une portion de mandibule gauche de taille un peu inférieure au type et portant encore la P_4, brisée, et les molaires, est nommée par lui *Pliopithecus* sp. (HURZELER, *op. cit.*, fig. 29-30). Quant à l'autre, une portion antérieure de mandibule avec la portion symphysaire et C-M_1 droites, figurée plus tard par BERGOUNIOUX et CROUZEL (1965, fig. 1), n'est pas attribuée ;

il écrit seulement que « l'attribution de ce troisième fragment, conservé au Laboratoire de Paléontologie de Paris, au *Pliopithecus antiquus* ou à la petite forme, est incertaine ». Par ailleurs, tout le matériel de Göriach est nommé par lui *Pliopithecus* cf. *antiquus*. En fait, comme Bergounioux et Crouzel (1965) l'ont bien souligné, les trois pièces de Sansan de la collection Lartet appartiennent à la même espèce. La mandibule-type a appartenu à un individu mâle. Le second échantillon (Sansan II dans le travail de Bergounioux et Crouzel) pourrait avoir appartenu à un sujet femelle. Quant au troisième (Sansan III), sa petite taille et surtout celle de sa canine indiquent clairement qu'il s'agit d'une femelle.

Le matériel de Göriach, par contre, est assez homogène et L. Ginsburg a été tenté (1973) de le considérer comme une sous-espèce particulière : *Pliopithecus antiquus platyodon*, en ressuscitant le vieux nom donné par Biedermann en 1863 pour le même matériel. Mais A. Collier (1978) a récemment trouvé des matériaux qui lèvent l'indétermination. Dans le gisement de Liet (Gers), cet auteur a décrit deux M_3 assez différentes morphologiquement pour qu'il les place non dans des espèces mais des genres différents. L'une, allongée, subrectangulaire, avec ses trois tubercules externes bien alignés et bordés par un cingulum vestibulaire important, est rapportée à *Pliopithecus antiquus*. Elle ressemble en effet de très près à celle du type de l'espèce. La seconde M_3 est plus large, plus elliptique, le bourrelet cingulaire est plus fort à l'angle antéro-externe au pied du protoconide, et disparaît au niveau de l'hypoconulide qui est lui-même très réduit. En vertu principalement de ce dernier caractère, A. Collier attribue cette dent à *Crouzelia auscitanensis*. On ne connaît pas la dernière tuberculeuse inférieure de cette dernière espèce, mais ce qu'on connaît des dents immédiatement antérieures laisse entrevoir des caractères bien différents : extrême réduction du cingulum labial, allongement et étrécissement de l'hypoconide et de l'entoconide, usure oblique des tubercules. Tant par ses caractères morphologiques que par le mode d'abrasion horizontal de ses tubercules, la M_3 de Liet ne peut être attribuée à *Crouzelia auscitanensis*. Au contraire, elle ressemble très fortement, tant par son profil occlusal que par l'importance et la position de son cingulum, la réduction de la fovea postérieure et celle de l'hypoconulide, aux M_3 de Göriach figurées par Hürzeler. Nous en tirerons les conclusions suivantes : 1) à Liet, les deux M_3 appartiennent à la même forme, *Pliopithecus antiquus antiquus* ; 2) à cette même espèce et sous-espèce appartient le Pliopithèque de Göriach.

La position systématique du Pliopithèque des faluns de la Loire

On a longtemps considéré le Pliopithèque des faluns de la Touraine et de l'Anjou, *Pl. piveteaui*, comme l'ancêtre du Pliopithèque de Sansan, *Pl. antiquus*. Le rapprochement d'âge entre les faluns et Neudorf-Spalte d'une part, la découverte récente dans les faluns d'une dernière tuberculeuse supérieure rappelant plus celle de *Pl.* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis* que celle de *Pl. antiquus* nous ont amené à repenser le problème et même à nous demander si la forme des faluns ne pouvait entrer dans le sous-genre *Epipliopithecus*. L'examen détaillé de tout le matériel des faluns à notre disposition amène aux résultats suivants.

P_3 : Deux exemplaires, l'un provenant de Savigné-sur-Lathan (coll. Collier), l'autre de Thenay (coll. Makinsky). Le premier échantillon, haut, pointu, svelte et long, appartient certainement à un individu mâle. Il ressemble de près à la dent homologue du type de

Pliopithecus antiquus. Il semble cependant un peu moins trapu et le sillon postérieur est un peu plus profond, comme sur les échantillons de Göriach. A Neudorf, la P_3 est peu différente, plus allongée, étroite, anguleuse. Sur les individus I et II de Neudorf, une forte crête descend de l'apex vers l'angle antéro-interne de la dent, qui forme le point le plus antérieur de la couronne. Au contraire, sur l'individu III de Neudorf, la P_3 est plus courte et l'angle de rencontre du cingulum interne avec la crête antéro-interne ne représente pas le point le plus antérieur de la couronne, car toute la partie antéro-externe est bombée et projetée en avant par rapport au niveau de cette crête. Les deux P_3 des faluns, comme celles de Sansan, sont bâties comme celles de l'individu III de Neudorf. La P_3 de Thenay est un peu plus petite que celle de Savigné. Elle est aussi moins haute, mais de profil occlusal comparable et le cingulum lingual, continu, présente le même développement.

P_4 : Le seul exemplaire connu (Fs 1633, figuré GINSBURG, 1973) est plus proche par ses proportions de la pièce type de Sansan, des pièces de Göriach et de l'individu III de Neudorf que des individus I et II de Neudorf. Par rapport à la P_4 de Sansan et celles de Göriach, le talonide de notre pièce falunienne est plus développé, avec une fosse plus large et plus profonde limitée extérieurement par un hypoconide beaucoup plus développé. Le développement de cet hypoconide est particulièrement visible en vue externe car un sillon vertical bien net le sépare de la muraille externe de la pointe principale. Ce caractère n'existe ni à Sansan ni à Neudorf mais se retrouve à Göriach sur l'échantillon G.I nº 3675 (cf. HURZELER, *op. cit.*, fig. 16c et 17c).

M_1 : Deux échantillons, assez dissemblables comme on l'a vu plus haut. La pièce Fs 1632, déjà figurée (GINSBURG, 1961 et 1973 ; BERGOUNIOUX et CROUZEL, 1965), se rapproche beaucoup plus par ses proportions et la disposition de ses tubercules de celles des trois individus de Sansan que de celles de Neudorf, qui sont un peu plus allongés et chez qui la fosse talonidienne est plus profonde. Mais ces différences sont fort minces. A l'encontre, la M_1 de Hommes (coll. QUATREHOMME) est assez différente de toutes ces pièces et ressemble, comme on l'a vu plus haut, à la M_1 d'Oppeln en Pologne.

M_2 : C'est une dent bien représentée dans les faluns, avec cinq échantillons. Toutes sont légèrement globuleuses, plus massives qu'à Sansan et moins allongées qu'à Neudorf. Le bourrelet cingulaire externe est très faible ou inexistant, alors qu'il est plus fort à Sansan et à Neudorf.

M_3 : Sept échantillons nous sont actuellement connus. Comme bien souvent chez les Mammifères, la dernière dent arrière, même si elle est fonctionnelle, subit d'assez fortes variations individuelles. Au-delà de ces variations individuelles, qui masquent les traits fondamentaux, on notera que les crêtes internes, en particulier celles qui séparent la fosse talonide de la fovea postérieure, sont faibles et discrètes comme à Sansan et Göriach, alors qu'elles sont beaucoup plus marquées sur les trois spécimens de Neudorf-Spalte.

P^3 : Une petite P^3 de Primate, provenant de Channay-sur-Lathan et que nous ont donné MM. ALCAYDÉ et BERTHIER, appartient vraisemblablement à *Pl. piveteaui*. C'est une dent à couronne subtriangulaire, formée d'une muraille externe simple et d'un vaste plateau interne, à surface ridulée et terminée par un léger bourrelet. A l'apex de la muraille externe pointe un tubercule, en position légèrement antérieure, sans doute le paracône. Le bourrelet interne se soulève vers l'avant en un petit pointement qui représente vraisemblablement le protocône. Ces deux tubercules sont reliés par une petite crête (para-

conule). Cette dent est surtout remarquable par les différences de proportions qu'elle offre avec la P^4 connue des faluns, alors qu'à Göriach et Neudorf-Spalte les deux prémolaires supérieures sont peu différentes et montrent en particulier un profil occlusal très voisin, avec un diamètre transversal considérablement allongé. La P^3 des faluns ressemble plus par ses proportions, et en particulier par son contour occlusal, aux pièces de Neudorf qu'à celle de Göriach figurée par Hurzeler (*op. cit.*, fig. 8). Elle a aussi de fortes affinités structurales avec la P^3 d'Oppeln attribuée par Wegner (*op. cit.*, pl. XI fig. 9) à *Pl. antiquus*. Par rapport aux pièces de Neudorf, d'Oppeln et de Göriach, notre P^3 est aussi caractérisée par sa très faible hauteur. Il n'est pas impossible toutefois que cette dent appartienne non à un Pliopithèque, mais à un *Crouzelia*.

P^4 : A l'inverse de la P^3, la P^4 des faluns est beaucoup plus proche de celle du *Pl. antiquus* que de celle de *Pl.* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis*. Son contour elliptique, subsymétrique par rapport à un plan transversal, sa pointe externe bien au milieu de la muraille externe, ses petites crêtes internes correspondant au paraconule et au métaconule, le léger bombement de sa face postérieure, enfin le cingulum interne au pied du protocône se retrouvent exactement sur la P^3 de Göriach et sont autant de caractères qui la différencient de celles de Neudorf.

M^1 : Une seule M^1 nous est actuellement connue. C'est une pièce de la collection Huin, décrite et figurée par Collier (1979, fig. 6). Sa principale caractéristique est la brièveté de son diamètre antéro-postérieur. Elle se distingue ainsi très bien de la M^2 qui, à largeur comparable, est beaucoup plus longue. Les arêtes qui délimitent la fosse trigone forment entre elles un triangle plus net que sur la M^2 de l'échantillon III de *Pl. vindobonensis*. Chez le *Pl. antiquus* de Göriach, ce triangle est moins net. Le protocône est un peu plus en arrière que chez ces deux autres espèces de Pliopithèques, la fovea postérieure est courte tandis que le cingulum lingual est peu développé, comme chez *Pl. vindobonensis*.

M^2 : Cette dent nous est connue maintenant par deux exemplaires de la collection Quatrehomme. Leur contour relativement allongé, avec bord postérieur bombé limitant une fovea postérieure importante et un bord lingual plus en arc surbaissé qu'en demi-cercle, indique qu'il s'agit de deuxièmes plutôt que de premières molaires. Elles se rapprochent cependant plus d'une M^1 que d'une M^2 de *Pl. antiquus* par leur cingulum interne relativement faible et leur paraconule relié au paracône et non au parastyle. Quoiqu'il en soit, ces deux dents se rapprochent plus du *Pliopithecus antiquus* de Göriach que du *Pl.* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis* de Neudorf : leur contour occlusal s'inscrit dans un rectangle de mêmes proportions, les crêtes principales sont bien formées, les crêtes accessoires faibles, et la fovea postérieure est petite et bien délimitée à l'arrière par la crête continue et courbe reliant l'hypocône au métacône ; en un mot, les reliefs de la couronne ont gardé leur individualité primitive, au regard de la prolifération des éléments accessoires.

M^3 : La dernière molaire supérieure nous est maintenant connue par deux exemplaires, tous deux provenant de Savigné-sur-Lathan, l'un légèrement incomplet, déjà figuré (Ginsburg, 1973, pl. I fig. 8), l'autre complet, donné par M. A. Collier au Muséum de Paris. Les deux échantillons montrent un fort paracône, un non moins fort protocône à position très antérieure et une crête reliant ces deux tubercules et isolant en avant une fovea antérieure très allongée transversalement ; le métacône est fortement réduit et le cingulum basal lingual est très développé et s'étend du pied de l'hypocône jusqu'à celui de l'avant du para-

cône. A l'arrière, visible sur le spécimen complet, la crête reliant le protocône au métacône est faible et non rectiligne. Le métaconule est bien visible. Enfin la fovea antérieure est longue et encombrée des crêtes accessoires.

La position antérieure du protocône et la présence d'un fort hypocône rappellent beaucoup plus les pièces de Neudorf que celle de Göriach (du moins celles figurées par Hurzeler), sur lesquelles le protocône se trouve plus en arrière et dont l'hypocône a disparu ou est réduit à une crête d'importance secondaire. Il faut noter cependant que sur la M^3 de *Pl. antiquus* du Vindobonien de Przeworno II (Kowalski et Zapfe, 1974), l'hypocône forme un pointement très important. Par contre, les deux M^3 de Neudorf sont nettement plus longues, avec une fovea postérieure plus développée, que celles des faluns. Celles-ci sont cependant plus longues que celles de Göriach et de Przeworno ; et l'échantillon complet de Savigné montre une fovea postérieure assez comparable à celles des pièces de Neudorf.

En conclusion, la plupart des matériaux des faluns (P_3, M_{1-2-3}, P^4, M^2) ressemblent nettement plus à ceux de *Pliopithecus antiquus* qu'à ceux de *Pl.* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis*. Par contre, P^3, M^1 et M^3 sont plus proches de leurs homologues de *Pl.* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis*. Il est donc plus raisonnable d'admettre que le Pliopithèque des faluns appartient au même sous-genre que l'espèce-type *Pl. antiquus*.

On sait que chez *Pl. piveteaui* la M_2 est plus longue que la M_3. Ce fait a été non seulement constaté sur la pièce-type, mais confirmé sur les moyennes de longueur des dents isolées qui sont aujourd'hui en nombre suffisant pour que les résultats soient significatifs. Chez *Pl. antiquus*, M_3 est au contraire plus longue que M_2. On a donc un accroissement de taille de la troisième molaire inférieure, accroissement qui cadre bien avec ce qu'on sait des tendances évolutives générales des Primates supérieurs. Mais on devrait constater sur la M_3 une tendance comparable, ce qui n'apparaît pas. Il faut donc peut-être renoncer à admettre cette filiation entre les deux espèces précitées. Il est aussi possible que, malgré les différences observées, le Pliopithèque des faluns soit à rattacher à celui de Neudorf. La plupart des différences consistent en une plus grande déformation des dents chez la forme de Tchécoslovaquie. Un peu plus ancien, le Pliopithèque des faluns pourrait avoir tout simplement gardé des traits primitifs qui se retrouveraient, caractères symplésiomorphes, sur une forme voisine dans un rameau voisin à évolution plus lente, dont ferait partie *Pl. antiquus*. L'allongement de M_3 et M^3, la légère complication de P^3, celle plus accentuée des molaires caractériseraient le passage de la forme des faluns à celle de Neudorf. Nous avançons cette hypothèse seulement comme possibilité, non encore assez étayée pour être entérinée mais qui devra être jaugée, rejetée ou corroborée à la lumière de découvertes nouvelles.

Position taxonomique et phylogénie des Pliopithèques

Les Pliopithèques ont été longtemps classés chez les Hylobatidés, et même l'espèce-type *Pliopithecus antiquus* a été parfois rangée dans le genre *Hylobates* (Hoffmann, 1893 ; Bach, 1908). La taille comparable, la presque similitude de morphologie dentaire et le même écart avec les Pongidés et les Cercopithécidés, ainsi que leur éloignement commun de l'Afrique, sont les raisons principales de cette attribution. Ces caractères sont regardés aujourd'hui comme sans valeur car les caractères morphologiques communs avec les Gib-

bons seraient des caractères plésiomorphes, et la taille ne doit pas entrer en ligne de compte car on connaît des Dryopithécinés de même gabarit, enfin Pliopithèques et Gibbons ne sont pas les seuls Catarhiniens extra-africains. D'ailleurs, von Koenigswald a, dès 1969, été tenté de ranger les Pliopithèques dans les Cercopithécidés. Ce dernier point de vue peut être écarté facilement. Si en effet les Pliopithèques sont bien des Catarhiniens par leur formule dentaire ne comprenant que deux prémolaires tant en haut qu'en bas (P^3_3 et P^4_4), l'absence de toute tendance à la bilophodontie les différencie des Cercopithèques.

Il n'en reste pas moins vrai que les arguments jadis avancés pour rattacher les Pliopithèques aux Gibbons sont des plus fragiles. Les raisons qui rendent difficile leur insertion dans les Hylobatidés sont les suivantes : Simons et Fleagle (1973) ont noté les trois caractères suivants comme marques communes des Gibbons et des Pongidés (dont l'homme) :

— allongement du méat auditif externe ;

— présence d'un ménisque entre l'apophyse styloïde du cubitus et le pyramidal (due sans doute à la réduction de cet os) ;

— perte du foramen entépicondylien de l'humérus.

Or ces trois caractères n'existent pas chez les Pliopithèques, du moins chez *Pl.* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis* qui est le seul sur lequel on peut les vérifier : le méat auditif externe n'est prolongé par aucun tube ossifié, le ménisque intra-articulaire du poignet ne semble pas, d'après les formes des os retrouvés, avoir été développé et il existe sur l'humérus un foramen entépicondylien. Simons et Fleagle remarquent que, si les Pliopithèques étaient des Hylobatidés primitifs, il faudrait admettre que ces trois caractères communs au Gibbons et aux Pongidés seraient apparus deux fois : une fois chez les Pongidés, une autre fois chez les Gibbons après leur séparation d'avec les Pliopithèques.

Deux arguments paléontologiques viennent en faveur de cette manière de voir. 1) D'une part le *Dendropithecus macinnesi*, du Miocène moyen de Rusinga Island au Kenya, montre un humérus de type brachiateur, très allongé et totalement dépourvu de foramen entépicondylien. Andrew et Simons (1977) placent de ce fait *Dendropithecus* du côté de l'ascendance des Gibbons et non de celle des Pliopithèques, alors que les dents de *Dendropithecus* ressemblent plus à celles des Pliopithèques que des Gibbons. Mais ces ressemblances dans la morphologie dentaire sont des caractères primitifs. La combinaison de ces caractères de *Dendropithecus*, très évolué par ses membres, primitif par sa denture, montre que l'adaptation locomotrice a été plus rapide que celle du système masticatoire. Sans doute les nourritures ont été moins différentes que les modes de locomotion. Quoiqu'il en soit, le groupe qui mènera aux Gibbons semble individualisé dès le Miocène moyen en Afrique. 2) D'autre part, on connaît dès le Miocène, et en Asie, trois Hylobatidés typiques. Le premier est le *Dionysopithecus shuangouensis*, découvert récemment à Shihhung, dans la province du Kiangsu, en Chine (Li Chuan-kuei, 1978). La nouvelle forme est représentée par un fragment de maxillaire gauche portant les trois molaires. Ces dents sont beaucoup plus proches de celles des Gibbons actuels que des Pliopithèques et de *Dendropithecus*. La M^1 montre déjà un diamètre transversal réduit et un contour lingual en demi-lune complet comme chez *Hylobates* ; la M^2, plus allongée, possède un fort hypocône comme chez *Hylobates* et à la différence des Pliopithèques ; enfin M^3 est bien arrondie lingualement comme chez *Hylobates*. La seconde forme d'Hylobatidé miocène en Asie n'est représentée que par une M^3

isolée et usée, récemment découverte et décrite sous le nom de *Pliopithecus krishnaii* par Chopra et Kaul (1979). La pièce provient de la formation Nagri dans les Siwaliks, dont l'âge correspond grosso modo à notre Vallésien. Morphologiquement, cette dent est bien une M^3 comme l'indique l'obliquité de sa muraille externe, mais son rattachement au genre *Pliopithecus* ne nous paraît pas justifié. En effet, le bord lingual dessine un demi-arc de cercle presque parfait, comme chez les Gibbons actuels et *Dionysopithecus shuangouensis*, et à l'encontre de tous les Pliopithèques. De même la pointe du protocône est plus en arrière et plus linguale que chez les Pliopithèques, tandis que toute la région hypoconale est plus réduite, comme chez les Gibbons et *Dionysopithecus*. C'est à ce groupe que se rattache donc la pièce nouvelle des Siwaliks. Elle diffère trop de la M^3 de *Dionysopithecus shuangouensis*, par sa largeur plus considérable et la moindre réduction de son métacône, pour pouvoir entrer dans le même genre. Il doit s'agir d'un genre voisin que nous nommerons *Krishnapithecus*, avec pour espèce-type *K. krishnaii* (voir diagnose générique plus bas).

Il semble enfin que nous puissions rapporter au même genre la M^3 gauche isolée du Miocène supérieur (?) de Ertemte (Mongolie) que Schlosser a décrite et figurée (1924, pl. I fig. 3) sous le nom de *Pliopithecus posthumus*. Elle s'écarte des M^3 du genre *Pliopithecus* et se rattache au groupe *Hylobates* — *Dionysopithecus* — *Krishnapithecus* par son contour lingual en demi-lune. Par sa largeur et ses proportions elles se rapporte bien à *Krishnapithecus*. Elle diffère de l'espèce *krishnaii* par son paracône un peu plus reculé vers l'arrière et son métacône plus développé, donnant au bord labial une direction moins oblique par rapport au plan sagittal.

On voit donc que la morphologie dentaire des Gibbons est réalisée dès le Miocène moyen en Asie. A la lumière de ces connaissances nouvelles sur les Hylobatidés néogènes, on peut examiner à nouveau la denture de *Dendropithecus macinnesi*. On constate que chez cette forme, comme chez *Dionysopithecus*, les deux premières molaires supérieures sont plus longues que chez *Aegyptopithecus* et *Pliopithecus*, mais moins que chez les Dryopithèques, tandis que la M^3 tend à prendre un profil lingual en demi-lune, par déplacement (léger) de l'hypocône vers le côté externe. On a là une structure qui pourrait être l'amorce des formes hylobatines et qui confirme les observations faites sur les membres.

En définitive, les Pliopithèques paraissent bien isolés parmi les Anthropomorphes, et Remane, dès 1965, les a érigés en une famille particulière, les Pliopithecidae. Groves (1974) a proposé de leur adjoindre les genres d'Hominoidea primitifs de l'Oligocène du Fayoum : *Oligopithecus*, *Propliopithecus* (= ? *Aegyptopithecus*) et *Aeolopithecus*. Delson reprenait la même idée en 1976 et divisait les Hominoidea en deux familles : l'une, dite des Hominoidea, englobant les sous-familles des Homininae, Ponginae et Hylobatinae, l'autre, dite des Pliopitheridae, comprenant les Pliopithecinae et les Propliopithecinae.

Ces regroupements de cinq sous-familles en deux familles sont-ils justifiés ? Les Hominidae de Delson (= Homininae + Ponginae + Hylobatinae) montrent en commun, par rapport aux Pliopithecidae, les trois synapomorphies citées par Simon et Fleagle (présence d'un tube auditif externe long et osseux, présence d'un ménisque entre l'extrémité distale du cubitus et la face proximale du pyramidal, absence de foramen entépicondylien de l'humérus). Les caractères opposés que l'on observe chez les Pliopithèques sont des traits primitifs, plésiomorphes. Le premier (absence de tube auditif externe osseux) s'observe chez *Aegyptopithecus*, les deux autres ne se peuvent voir car on ne connaît pas le squelette post-crânien des Primates du Fayoum, mais il est logique qu'il les ait aussi possédés puisque

ce sont des caractères de non-spécialisation. Les Pliopithèques semblent donc former un groupe homogène avec les Propliopithèques. Ils représentent un groupe primitif connu depuis l'Oligocène en Afrique. A cette époque, les relations intercontinentales étaient coupées entre l'Eurasie et l'Afrique et aucun Primate ne pouvait passer d'un continent à l'autre. Lorsque, au Miocène, les relations redevinrent possibles, différentes migrations eurent lieu. Venant d'Afrique, les Proboscidiens envahirent l'Asie du Sud-Est et l'Europe, à l'Orléanien moyen (MN 4 de l'échelle chronostratigraphique mammalienne). A la même époque, un grand Créodonte africain, *Hyainailouros*, pénétra aussi en Europe (Ginsburg, 1979). Les Pliopithèques sont signalés dans la zone mammalienne immédiatement postérieure (MN 5) en Europe moyenne et occidentale.

En Afrique, ils sont finalement inconnus au Miocène, malgré tous les rapprochements faits jadis avec les Limnopithèques. On sait aujourd'hui que ceux-ci sont partie rattachés aux Dryopithecinae (*Limnopithecus legelet*), partie aux Hylobatidae (*Dendropithecus macinnesi*). Le fait n'est peut-être pas fortuit. Lorsqu'au Miocène les grands singes (Hylobatidés et Hominidae) se constituèrent dans les forêts du centre et peut-être aussi du centre-est de l'Afrique, des groupes plus primitifs, qui vivaient déjà à la périphérie, furent éliminés. Ainsi les Propliopithécinés n'eurent aucune descendance si ce n'est, peut-être, le groupe des Pliopithèques, qui furent protégés dans leur refuge en Europe.

Il est à remarquer enfin que les Cercopithecoidea possèdent en commun avec le groupe Hylobatinae-Ponginae-Homininae un certain nombre de caractères évolués qui n'existent ni chez les Pliopithèques ni chez les groupes de Primates plus primitifs. C'est en premier lieu deux des trois caractères avancés par Simons et Fleagle pour séparer les Pliopithèques des autres Hominidea, à savoir la présence d'un conduit auditif externe osseux et la perte du foramen entépicondylien de l'humérus. Le premier caractère est général. Le second subit quelques exceptions, certains Platyrhiniens brachiateurs l'ayant aussi perdu. De plus, l'analyse détaillée du squelette post-crânien, faite par Zapfe (1960), montre, depuis la scapula jusqu'au métatarse, que le squelette de *Pliopithecus* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis* est beaucoup plus proche de ceux des Lémuriformes, des Platyrhiniens ou des Cercopithecoidea que des Hominoidea. Enfin si, comme l'a montré Ankel (1965), le diamètre du canal sacré est en rapport direct avec l'importance de la queue, celui observable chez *Pliopithecus vindobonensis* indique pour ce fossile une queue encore longue, et l'on sait que la disparition de celle-ci est considérée comme un caractère typique des Pongidae.

Une étude phénétique faite par Ciochon et Corruccini (1977) sur l'articulation de l'épaule, basée sur la combinaison de dix caractères, montre nettement une ressemblance beaucoup plus grande avec les Platyrhiniens (*Alouatta*, *Callithrix*, *Cebus*, *Saimiri*) qu'avec les Cercopithèques (*Cercopithecus*, *Macacus*, *Colobus*) ou les Hominoidea (*Hylobates*, *Pan*, *Pongo*, *Homo*). Les Pliopithecidae ne doivent pas être considérés comme le groupe-frère des seuls Hominidae. Ils sont à la racine des Catarhiniens, et sont le groupe-frère de l'ensemble Cercopithecoidea-Hominoidea. La répartition stratigraphique des Catarhiniens plaide d'ailleurs pour une telle classification. A l'Oligocène ne sont connus que les Propliopithèques. Les premiers Cercopithèques et les premiers Hominidés n'apparaissent qu'au Miocène. A la même époque les Propliopithèques n'existent plus en Afrique, éliminés très certainement par les nouveaux Primates, mais se prolongent encore pendant le Miocène moyen en Europe, protégés par la non-concurrence avec les Cercopithecoidea et les Hylobatidés.

Le groupe européen apparaît comme un groupe naturel, monophylétique. Tous ses

représentants ont une taille comparable, subissent les mêmes marges, très amples d'ailleurs, de variations morphologiques individuelles, et tous portent le triangle pliopithécin. Ce caractère, pourtant menu, est la marque de ce groupe, puisque tous le portent, à l'encontre d'aucun autre Primate. Le groupe paraît donc bien monophylétique. Un ancêtre unique, provenant d'Afrique, a pénétré en Europe par la voie orientale très vraisemblablement et a gagné l'Europe occidentale à l'époque de la mer des faluns de Touraine (MN 5). Aucun Primate n'existait alors en Europe depuis la mort des derniers *Plesiadapis* et *Necrolemur*. La niche écologique étant vide, les Pliopithecidae purent se différencier rapidement. Deux types se séparèrent : d'une part des formes se nourrissant de grains et de baies dures, vivant plus ou moins à terre, et possédant des dents jugales à tubercules épais qu'ils abraseront horizontalement ; d'autre part des formes spécialisées dans une alimentation plus tendre de feuilles, ce qui s'inserira dans la morphologie dentaire par l'allongement et l'affinement des tubercules des molaires (au moins inférieures). Il est probable que ces formes étaient arboricoles.

Nous résumerons ces idées dans la classification suivante :

Ordre Primates Linné, 1758
- Sous-Ordre Plesiadapiformes Simons et Tattersall, 1972
- Sous-Ordre Strepsirhini Geoffroy, 1812
- Sous-Ordre Haplorhini Pocock, 1918
  - Hypordre Tarsiiformes Gregory, 1915
  - Hypordre Simiiformes Hoffstetter, 1974
    - Infra-Ordre Platyrrhini Geoffroy, 1812
      - Superfamille Parapithecoidea Hoffstetter, 1977
      - Superfamille Ceboidea Bonaparte, 1831
    - Infra-Ordre Catarrhini Geoffroy, 1812
      - Parvorder Eocatarrhini nov.
        - Superfamille Pliopithecoidea
          - Famille Propliopithecidae Strauss, 1961
          - Famille Pliopithecidae Remane, 1965
      - Parvorder Eucatarrhini Delson, 1976
        - Superfamille Cercopithecoidea Gray, 1821
        - Superfamille Hominoidea Gray, 1825
          - Famille Hylobatidae Blyth, 1875
          - Famille Hominidae Gray, 1825
            - Sous-famille Ponginae Elliot, 1913
            - Sous-famille Homininae Gray, 1825

Ces idées peuvent aussi s'exprimer par un schéma cladistique. La figure 5 que nous donnons inclut tous les Anthropoidea ou Simiiformes (cf. Hoffstetter, 1977). 1) La première synapomorphie, qui sépare ceux-ci des Tarsiiformes et des Primates encore plus primitifs (Lémuriens, Adapiformes et Plésiadapiformes), concerne la mandibule dont les deux branches deviennent entièrement soudées. 2) La seconde synapomorphie, qui isole les Catarhiniens, est la perte de la deuxième prémolaire. Hoffstetter a insisté sur ce caractère qui permet de réunir aux singes sudaméricains (Ceboidea) les formes de l'Éocène supérieur du Fayoum, *Parapithecus* et *Apidium*, qui forment entre elles le groupe homogène des Parapithecoidea ; ces deux superfamilles constituent les Platyrhiniens. 3) Une troisième synapomorphie laisse en arrière nos Eocatarhiniens, qui conservent un pétrosal primitif

dépourvu de tube auditif externe osseux, un foramen entépicondylien à l'humérus alors que les Eucatarhiniens sont caractérisés par la perte du foramen entépicondylien de l'humérus et l'acquisition d'un tube auditif externe osseux. 4) La quatrième synapomorphie isole les Hominoidea des Cercopithecoidea. Ceux-là présentent comme synapomorphie la perte totale de la queue et celle du contact cubitus-pyramidal. 5) A l'intérieur des Hominoidea, une nouvelle synapomorphie caractérisera les Hominidae qui, par rapport aux Hylobatidae, présentent une articulation entre le sphénoïde et la lame criblée de l'ethmoïde, ainsi que l'allongement des molaires postérieures. Enfin, les hommes, ou Homininae, se distinguent des Ponginae (Chimpanzé, Gorille, Oran-Outang et Dryopithèques) par le raccourcissement de la face, la réduction de la longueur des dents jugales, celle de la hauteur de la canine, et la molarisation de la troisième prémolaire.

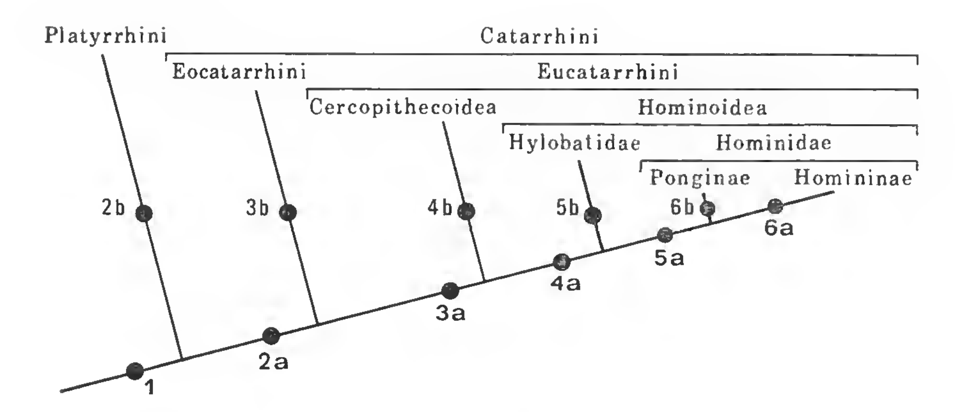


Fig. 5. — Schéma phylogénique des principaux groupes de Primates simiiformes, avec indication des principales synapomorphies : 1 : soudure des deux branches de la mandibule. 2a : perte de P_2^2. 2b : queue préhensile. 3a : perte du foramen entépicondylien de l'humérus, allongement de l'ectotympanique en un tube osseux. 3b : renforcement du cingulum labial des molaires supérieures, leur donnant un diamètre transversal nettement supérieur au diamètre mésio-distal. 4a : perte totale de la queue, perte de l'articulation cubitus-pyramidal, fusion totale du prémaxillaire et du maxillaire. 4b : formation de crêtes transversales (lophodontie) sur les molaires. 5a : allongement des molaires postérieures, articulation entre sphénoïde et lame criblée de l'ethmoïde. 5b : grand allongement du membre antérieur, molaires supérieures arrondies lingualement. 6a : réduction de la face, réduction des dents jugales, réduction de la hauteur de la canine, station droite constante. 6b : apparition de ridules sur les dents jugales.

Nous donnerons aussi une classification des Pliopitheeidae, sous forme de elés de déterminations :

Famille Pliopithecidae Remane, 1965.

Diagnose : Eocatarrhini présentant aux molaires inférieures le triangle pliopithécin. Miocène moyen à supérieur d'Europe.

Sous-Famille Pliopithecinae Zapfe, 1961.

Diagnose : Pliopithecidae montrant sur les molaires des tubercules massifs s'abrasant horizontalement. Fort bourrelet cingulaire externe aux molaires inférieures. Régime granivore-frugivore.

Genre *Pliopithecus* Gervais, 1849.

Diagnose : Celle de la sous-famille.

Type : *Pl. antiquus*, 3 espèces :

— *Pliopithecus piveteaui* Hurzeler, 1954 ; type figuré par Mayet et Lecointre, 1909, fig. 26-27 ; Hurzeler, 1954, fig. 32-33 ; Zapfe, 1960, fig. 21 ; Bergounioux et Crouzel, 1965, fig. 5 ; Ginsburg, 1973, pl. 1 fig. 9. M_2 plus longue que M_3. M^3 à hypocône réduit. Miocène moyen (MN 5).

— *Pliopithecus antiquus* (Blainville, 1839) : type figuré par Blainville, 1839, pl. XI ; Gervais, 1859, fig. 3, 1876, pl. V fig. 6 : Mayet et Lecointre, 1909, fig. 28 ; Hurzeler, 1954, fig. 25 à 28 ; Zapfe, 1960, fig. 20 ; Simons, 1972, fig. 94 : Simons et Flaegel, 1973, fig. 1. M_3 plus longue que M_2, fort cingulum labial aux molaires inférieures. M^3 parfois sans hypocône. Miocène moyen (MN 6 à MN 8).

— *Pliopithecus vindobonensis* Zapfe et Hurzeler, 1957 ; type figuré par Zapfe et Hurzeler, 1957, pl. 1 ; Zapfe, 1958, fig. 2 ; Zapfe, 1960, fig. 5a, 6, 7, 9a, 10a, 11, 26, 34, 35a, 36c, 38, 40, 52, 58, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 68, 70, 71, 75, 76 ; Simons et Fleagle, 1973, fig. 2a. M_3 plus longue que M_2, P_{3-4} allongées, fosse talonide de P_4 et des molaires inférieures assez large, molaires supérieures à fort hypocône et fort cingulum lingual. Miocène moyen (MN 5).

Sous-Famille Crouzelinae nov.

Diagnose : Pliopithecinae présentant aux molaires (inférieures) les cuspides principales plus grêles, plus allongées, reliées par des crêtes plus marquées, et usées obliquement. Réduction de l'entoconide. Grande réduction de l'hypoconulide. Bourrelet cingulaire externe en général faible. Régime folivore arboricole. ?

Genre *Crouzelia* Ginsburg, 1973.

Type *C. auscitanensis*. P_4 courte à talonide très court. Sur les molaires, hypoconulide réduit ou absent, protoconide et métaconide assez resserrés. Deux espèces :

— *Crouzelia auscitanensis* (Bergounioux et Crouzel, 1965) ; type figuré par Bergounioux et Crouzel, 1965, fig. 4 ; Ginsburg, 1973, fig. 8 et pl. 1 fig. 10. Reste d'hypoconulide. Miocène moyen (MN 6).

— *Crouzelia rhodanica* nov. Perte totale de l'hypoconulide. Miocène moyen plus récent (MN 7).

Genre *Plesiopliopithecus* (Zapfe, 1961), une espèce :

— *Plesiopliopithecus lockeri* (Zapfe, 1961) ; type figuré par Zapfe, 1961, fig. 2-5 ; 1960, fig. 115. P_4 très molarisée, à fort talonide : molaires inférieures à trigonide étroit, hypoconulide réduit placé au milieu de la face postérieure, petite fovea postérieure délimitée en avant par une petite crête reliant l'entoconide à l'hypoconulide. Miocène moyen (MN 7 ou 8).

Genre *Anapithecus* (Kretzoi, 1974), une espèce :

— *Anapithecus herniaki* (Kretzoi, 1974) ; type figuré par Kretzoi, 1975, fig. 6. Molaires inférieures présentant une fosse trigonide large, protoconide assez distant du métaconide ; reste d'hypoconulide. Sur M_3, petite crête reliant l'entoconide à l'hypoconide. Miocène supérieur (MN 9).

Dans cette classification, nous n'avons pas fait mention des taxons attachés à deux pièces isolées du Miocène supérieur rhénan et qui ont été parfois rapprochées des Pliopithèques. La première est une canine isolée, provenant d'Eppelsheim, et que Hurzeler a décrite et figurée (1954, fig. 35) sous la dénomination de ? *Pliopithecus eppelsheimensis* (Haupt). Comme l'a noté Hurzeler, cette dent ne peut appartenir à un Cynomorphe car le sillon de la face antérieure de la couronne n'empiète pas sur la racine. Par ses autres caractères, et même sa taille, elle ressemble aussi à la canine supérieure du mâle de *Pliopithecus antiquus* de Göriach. Il n'est donc pas impossible qu'elle appartienne à un Pliopithèque. Mais comme le remarque Hurzeler, les sables d'Eppelsheim ont fourni aussi des restes de Dryopithèques et il n'est pas exclu que cette dent appartienne à une femelle de ce genre. Il est donc plus prudent de mettre actuellement cette pièce en nomen dubium, comme l'ont déjà fait Simons et Pilbeam en 1965.

La seconde pièce douteuse provient du sidérolithique de Salmendingen en Allemagne du Sud et daterait aussi du Miocène supérieur. C'est une très belle M_3 considérée tout d'abord comme une dent de lait de Dryopithèque (Branco, 1898, pl. II fig. 11), puis comme une M_3 d'un Anthropoïde nouveau par Schlosser qui la nomma *Anthropodus brancoi* Schlosser (1902, pl. I. fig. 1 et p. 7 fig. 1). Ce nom de genre étant préoccupé, Abel (1902) lui substitua celui de *Neopithecus*. Remane (1921) la considéra comme une dent de Dryopithèque. Enfin, Hurzeler tenta de la rapprocher des Pliopithèques et la désigna comme ? *Pliopithecus brancoi* (Schlosser). Outre sa taille beaucoup trop grande pour un Pliopithèque, elle s'écarte nettement de ce genre par l'importance en hauteur et en volume de son métaconide et de son entoconide ainsi que par la disparition totale de la région de la fovea postérieure au profit de l'hypoconulide, comme sur les pièces-types de *Dryopithecus fontani*. Le développement des deux tubercules internes se retrouve d'ailleurs chez tous les Dryopithèques. Par ailleurs, le cingulum labial a entièrement disparu, comme sur les M_3 de Dryopithèque des gisements voisins et contemporains de Troehtelfingen et de Melchingen, d'ailleurs figurés aussi par Schlosser (1902, pl. I fig. 6 et 7). Sur une des deux mandibules de Saint-Gaudens, la M_3 a d'ailleurs perdu aussi son cingulum labial. Nous rapporterons donc comme Remane la M_3 de Salmendingen à un Dryopithèque, genre d'ailleurs déjà signalé dans le gisement.

Nous donnerons pour terminer, toujours sous forme de clés de déterminations, la classification des Hylobatidés miocènes.

Famille Hylobatidae Blyth, 1875.

Primates Catarhiniens Hominoidea à membre antérieur très allongé et montrant, aux molaires supérieures, une tendance à l'arrondissement en demi-lune du bord lingual. M^3 plus courte que M^2.

Genre *Dendropithecus* Andrews et Simons, 1977. Une espèce :

— *Dendropithecus macinnesi* (Le Gros Clark et Leakey, 1950), type figuré par Clark et Leakey, 1951, pl. VII fig. 53-54 ; Andrews et Simons, 1977, fig. 1. M^1 et M^2 plus larges que longues. M^1 à bord lingual encore rectiligne dans sa portion moyenne. M^3 à bord lingual arrondi, métacône réduit, hypocône isolé mais encore bien développé. Miocène inférieur d'Afrique de l'Est.

Genre *Dionysopithecus* Li Chuan-kei, 1978. Une espèce :

— *Dionysopithecus shuangouensis* Li Chuan-kei, 1978, figuré par Li Chuan-kei, 1978, pl. I. Forme de petite taille. M^1 à contour occlusal lingual plus arrondi et à diamètre transversal plus réduit que chez *Dendropithecus macinnesi*. Sur M^3, disparition du métaconule et réduction du métacône et de l'hypocône. Miocène moyen du Kiangsu (Chine).

Genre *Krishnapithecus* nov. gen., type *K. krishnaii*.

Diagnose : Hylobatidae à M^3 plus large que chez *Dionysopithecus shuangouensis* et à métacône moins réduit. Deux espèces :

— *Krishnapithecus krishnaii* (Chopra et Kaul, 1979). Type figuré par Chopra et Kaul, 1979, pl. I. M^3 à métacône encore relativement important et bord externe de la dent fortement oblique par rapport à l'axe sagittal. Miocène supérieur (formation Nagri) des Siwaliks de l'Inde.

— *Krishnapithecus posthumus* (Schlosser, 1924), type figuré par Schlosser, 1924, pl. I fig. 3. Plus grand que *K. krishnaii*, à M^3 un peu plus allongée, avec métacône plus développé et paracône moins excentrique, donnant au bord labial une moindre inclinaison par rapport à l'axe sagittal. Miocène supérieur (?) de Mongolie.

Il nous faut, pour être complet, ajouter un mot sur une pièce du Miocène de l'Inde souvent rapprochée des Gibbons, à savoir la dent incomplète et isolée décrite et figurée par Pilgrim sous le nom de *Hylopithecus hysudricus* (Pilgrim, 1927, pl. 1, fig. 6). Pour cet auteur, il s'agirait d'une M_1 ou d'une M_2. Mais le contour occlusal et les proportions respectives des tubercules restants sont difficiles à concilier avec cette interprétation. Beaucoup plus satisfaisant est le point de vue de Simons (1972) qui, après avoir revu l'échantillon, le considère comme une dernière dent de lait inférieure de Dryopithèque.

Conclusion

Cette étude, suscitée par la découverte d'une petite dent de *Crouzelia* à La Grive-Saint-Alban, et le besoin d'approfondir et d'exprimer des idées qui avaient mûri lentement depuis 1973, nous a permis d'arriver aux résultats nouveaux suivants :

1. Mise en évidence d'une nouvelle espèce de *Crouzelia*, *C. rhodanica*, de La Grive-Saint-Alban. Cette forme se distingue de l'espèce plus ancienne *C. auscitanensis* de Sansan par la disparition totale de l'hypoconulide, élément déjà très réduit sur la forme du Gers.

2. L'examen de la massivité des tubercules des dents jugales inférieures, joint à celui du mode d'usure de ces mêmes tubercules nous a amenés à placer dans deux groupes différents les différentes espèces de Pliopithecidae. Dans un premier lot sont rangées les formes à cuspides plutôt massives et à abrasion horizontale. Un autre lot regroupe les formes à cuspides allongées, étrécies, étirées, reliées par des crêtes longitudinales plus marquées et présentant une usure oblique. Les premiers (genre *Pliopithecus*) ont manifestement utilisé une nourriture assez variée, sans doute des graines et des baies. Un régime partiellement omnivore n'est d'ailleurs pas à exclure totalement. Pour les autres (*Crouzelia*, *Plesiopliopithecus*, *Anapithecus*), la nourriture de base a été plus tendre, et la convergence d'affinement, d'allongement des tubercules et du développement des crêtes avec les Singes hurleurs d'Amérique du Sud, les Alouattes, nous indique nettement un régime folivore. Ces conclusions sont pleinement corroborées par le fait que le Pliopithèque de Neudorf-Spalte, *Pliopithecus* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis*, dont on connaît bien le squelette postcrânien, ne montre pas de forte spécialisation à la brachiation et est considéré comme pouvant aussi se déplacer au sol, comme un quadrupède. Ce mode de déplacement nous

paraît parfaitement convenir à un mangeur de baies dures et de graines, à l'occasion omnivore. Au contraire, la spécialisation de *Crouzelia*, *Plesiopliopithecus* et *Anapithecus* nous semble convenir à des formes plus arboricoles. On ne connaît malheureusement rien de leur squelette appendiculaire.

3. Tous les caractères qui prétextaient le rattachement des Pliopithèques aux Gibbons sont des caractères primitifs, que l'on ne peut retenir dans les conceptions modernes des classifications. Ces mêmes caractères se retrouvent chez les Propliopithecidae, d'avec lesquels on ne peut les séparer. Non seulement les Hominoidea mais aussi les Cercopithécidés apparaissent plus évolués que les Pliopithèques et présentent en particulier des caractères dérivés communs (tube auditif externe osseux, perte du foramen entépicondylien de l'humérus) qui n'existent pas chez les Pliopithèques et forcent de placer ceux-ci à la base de l'arbre phylétique des Catarhiniens, avant la séparation entre Cercopithecoidea et Hominoidea.

Remerciements

Nous tenons à remercier ici tous ceux qui ont facilité notre travail par le prêt de pièces et l'envoi de moulages de pièces d'un accès difficile : le Pr. H. Zapfe de Vienne, le Dr B. Engesser à Bâle, M. Quatrehomme à Meung-sur-Loire, M. Makinsky à Paris et ceux qui ont bien voulu donner des originaux aux collections de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle : MM. G. Alcaydé, C. Berthier, A. Collier, B. Loiret, J. Mornand et J. Roger.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adloff, P., 1908. — Das Gebiss des Menschen und der Anthropomorphen. J. Springer Verl., Berlin, 157 p., 9 fig., 27 pl.

Andrews, P., & E. Simons, 1977. — A new african Miocene Gibbon-like genus, *Dendropithecus* (Homonoidea, Primates) with distinctive postcranial adaptations : its significance to origin of Hylobatidae. *Fol. primatol.*, **28** : 161-169, 3 fig.

Ankel, F., 1965. – Der canalis sacralis als Indikator für die Länge der Caudalregion der Primaten. *Fol. primatol.*, **3** : 263-276, 7 fig.

Bach, F., 1908. — Die tertiären Landsäugetiere der Steiermarck. *Mitt. naturw. Ver. Steierm.*, **45** : 60-127.

Baudelot, S., 1972. — Étude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). Thèse, 1972, Toulouse : 364 + xvi p., 90 fig., 16 pl.

Baudelot, S., & A. Collier, 1978. — Les faunes miocènes du Haut-Armagnac (Gers, France). 1, Les gisements. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **114** (1-2) : 194-206.

Bergounioux, F. M., & F. Crouzel, 1965. — Les Pliopithèques de France. *Annls Paléont., Vert., Paris*, **51** (1) : 45-65, 8 fig.

Blainville, H. M., Ducrotay de, 1839. — De l'ancienneté des Primates à la surface de la terre. *In* : Ostéographie ou description iconographique, t. Primates, 3e art., Baillère éd., Paris : 1-68, pl. XI.

Branco, W., 1898. — Die menschenähnlichen Zähne aus dem Bohnerz der Schwäbischen Alb. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.* : 1-128, 3 pl.

Chopra, S. R. K., & S. Kaul, 1979. — A new species of *Pliopithecus* from the Indian Siwaliks. *J. Hum. Evol.*, **8** : 475-477, 1 fig.

CICHA, I., V. FAHLBUSCH, & O. FEJFAR, 1972. — Die biostratigraphische Korrelation einiger jungtertiärer Wirbeltierfaunen Mitteleuropas. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Stuttgart, **140** (2) : 129-145.

CIOCHON, R. L., & R. S. CORRUCCINI, 1977. — The phenetic position of *Pliopithecus* and its phylogenetic relations to the Hominoidea. *Syst. Zool.*, **26** (3) : 290-299, 3 fig.

CLARK, W. E., LE GROS & L. S. B. LEAKAY, 1950. — Diagnose of East African Miocene Hominoidea. *Q. Jl geol. Soc. Lond.*, **105** : 260-263.

CLARK, W. E., LE GROS & L. S. B. LEAKEY, 1951. — The Miocene Hominoidea of East Africa. British Mus. Nat. Hist., Fossil Mammals in Africa, nº 1 : 1-117, 28 fig., 9 pl.

COLLIER, A., 1978. — Découverte de restes de Pliopithèques (Mammalia, Primates) dans les sables fauves de l'Armagnac. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **286** D : 327-330, 4 fig.

— 1979. — Notes sur le Pliopithèque des faluns de la Touraine. *Bull. Soc. géol. Touraine*, **1** : 19-24, 6 fig.

DELSON, E., 1977. — Catarrhine phylogeny and classification principles, methods and comments. *J. Hum. Evol.*, **6** : 433-459, 4 fig.

DEPERET, Ch., 1887. — Recherches sur la succession des faunes de Vertébrés miocènes de la vallée du Rhône. *Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, **4** : 45-313, 6 fig., 14 pl.

ENGESSER, B., 1972. — Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwill (Baselland). *TätBer. Naturf. Ges. Baselland*, **28** : 37-363, 134 fig.

FEJFAR, O., 1974. — Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) des Miozäns der Tschechoslowakei. *Palaeontographica*, Abt A., Stuttgart, **146** : 100-180, 35 fig., 1 pl.

GERVAIS, P., 1859. — Zoologie et Paléontologie française. Arthus Bertrand, Paris, 2e éd., 544 p., 51 fig., 84 pl.

GINSBURG, L., 1961. — Découverte de *Pliopithecus antiquus* Bl. dans le falun savignéen de Noyant-sous-le-Lude (Maine-et-Loire). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **252** : 585-587, 1 fig.

— 1963. — Les Mammifères fossiles récoltés à Sansan au cours du XIXe siècle. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **5** : 3-15, 4 fig.

— 1964. — Nouvelle découverte de Pliopithèque dans les faluns helvétiens de l'Anjou. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **36** (1) : 157-160, 1 fig.

— 1968. — L'évolution des Pliopithèques et l'âge de la faune de Sansan. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **266** D : 1564-1566.

— 1972. — Sur l'âge des Mammifères des faluns miocènes du Nord de la Loire. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **274** D : 3345-3347.

— 1975. — Le Pliopithèque des faluns helvétiens de la Touraine et de l'Anjou. Coll. intern. CNRS, Paris, 4-9 juin 1973, nº 218, Problèmes actuels de Paléontologie. Évolution des Vertébrés, CNRS, Paris, 1975 : 877-885, 8 fig., 1 pl.

— 1977. — Sur la répartition stratigraphique de *Conohyus simorrensis* (Suidae, Artiodactyla, Mammalia) dans le Miocène européen. *C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, fasc. 4 : 203-205, 1 fig.

— 1979. — Les migrations de Mammifères carnassiers (Créodontes + Carnivores) et le problème des relations intercontinentales entre l'Europe et l'Afrique au Miocène inférieur. 7e Congr. intern. Néogène méditerr. *Annls géol. Pays hell.*, t. h.s., nº 1 : 461-466.

GINSBURG, L., & E. HEINTZ, 1966. — Sur les affinités du genre « Palaeomeryx » (Ruminant du Miocène européen). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **262** : 979-982, 1 fig.

GINSBURG, L., F. LAPIERRE & C. MONTENAT, 1968. — Une faunule de Mammifères principalement remaniée dans le Lutétien de Damery (Marne). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **39** (5) : 1003-1006.

GINSBURG, L., & S. SEN, 1977. — Une faune à micromammifères dans le falun de Thenay (Loir-et-Cher). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **19** (5) : 1159-1166, 3 fig.

Glaesner, M. F., 1931. — Neue Zähne von Menschenaffen aus dem Miozän des Wiener Beckens. *Annln naturh. Mus. Wien*, **46** : 15-27, 1 pl.

Groves, C. P., 1972. — Systematics and Phylogeny of Gibbons. *In* : Gibbons and Siamang, Karger ed., Basel, **1** : 1-89, 23 fig.

— 1974. — New evidence on the evolution of the apes and man. *Vest. ústřed. Úst. geol.*, **49** : 53-56, 1 fig.

Hoffstetter, R., 1977. — Phylogénie des Primates. *Bull. Mém. Soc. Anthrop. Paris*, série 13, **4** : 327-346, 3 fig.

Hofmann, A., 1893. — Die Fauna von Göriach. *Abh. K. K. geol. Reichsst.*, Wien, **15** (6) : 1-87, 17 pl.

Hürzeler, J., 1951. — Contribution à l'étude de la dentition de lait d'*Oreopithecus bambolii* Gervais. *Eclog. geol. Helv.*, **44** (2) : 404-411, 7 fig.

— 1954. — Contribution à l'odontologie et à la phylogenèse du genre *Pliopithecus* Gervais. *Annls Paléont.*, **40** : 5-63, 41 fig.

— 1962. — Quelques réflexions sur l'histoire des Anthropomorphes. Coll. intern. CNRS, Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés), Paris, 29 mai-3 juin 1961, CNRS, Paris, 1962, n° 104 : 441-450, 1 fig.

Koenigswald, G. H. R., 1969. — Miocene Cercopithecoidea and Oreopithecoidea from the Miocene of East Africa. *In* : Fossil Vertebrates of Africa. 1 : 39-51, 1 pl.

Kowalski, K., & H. Zapfe, 1974. — *Pliopithecus antiquus* (Blainville, 1839) (Primates, Mammalia), from the Miocene of Przeworno in Silesia (Poland). *Acta zool. cracov.*, Krakow, **19** (2) : 19-30, 1 fig., 1 pl.

Kretzoi, M., 1975. — New ramapithecines and *Pliopithecus* from the Lower Pliocene of Rudabanya in north-eastern Hungary. *Nature*, **257** : 578-581, 6 fig.

Li Chuan-kuei, 1978. — A Miocene Gibbon-like Primate from Shihhung, Kiangsu Province. *Vertebr. palasiat.*, **16** (3) : 187-192, 1 pl.

Mayet, L., et Csse P. Lecointre, 1909. — Étude sommaire des Mammifères fossiles des faluns de la Touraine proprement dite. *Annls Univ. Lyon*, n. s., **26** : 4-72, 30 fig.

Mein, P., 1975. — Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des Mammifères. *Rep. Activ. R.C.M.N.S. working groups. Ve Congr. intern. Néogène méditerranéen*, Bratislava, p. 78-81, 2 tabl.

Pilgrim, G. E., 1927. — A *Sivapithecus* palate and other Primate fossils from India. *Mem. geol. Surv. India*, n. s., **14** : 1-24, 2 fig., 1 pl.

Remane, A., 1921. — Zur Beurteilung der fossilen Anthropoiden. *Zentbl. Miner. Geol. Paläont.*, p. 335-339.

— 1965. — Die Geschichte der Menschenaffen. *In* : Menschiche Abstammungslehre, Forsch. Anthrop., Göttingen, p. 249-309. 41 fig.

Schaub, S., & H. Zapfe, 1953. — Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (CSR). *Simplicidentata. Sber. öst. Akad. Wiss.*, Math.-naturw., Wien, Abt I, **162** (3) : 181-215, 3 pl.

Schlosser, M., 1902. — Beiträge zur Kenntniss der Saugethierreste auf den süddeutsches Bohnerzen. *Geol. paläont. Abh.*, Iena, N.F., **5** (3) : 1-144, 3 fig., 5 pl.

— 1924. — Fossil Primates from China. *Paleont. sin.*, **1** (2) : 1-14, 1 pl.

Simons, E. L., 1972. — Primate evolution, an introduction to man's place in nature. The Macmillan Series in Physical Anthropology, New York, London, 322 p., 111 fig.

Simons, E. L., & J. Fleagle, 1973. — The history of extinct Gibbon-like Primates. *In* : Gibbon and Siamang. II : 121-148, 9 fig.

Simons, E. L., & D. R. Pilbeam, 1965. — Preliminary revision of the Dryopithecinae (Pongidae, Anthropoidea). *Fol. Primat.*, **3** : 81-152, 4 fig.

THENIUS, E., 1952. — Die Säugetierfauna aus dem Torton von Neudorf an der March (CSR). *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **96** (1) : 27-136, 70 fig.

WEGNER, R. N., 1913. — Tertiaer und umgelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien). *Palaeontographica*, **16** : 175-274, 35 fig., 7 pl.

ZAPFE, H., 1953. — Das geologische Alter der Spaltenfüllung von Neudorf an der March (CSR). *Verh. geol. Bundesanst., Wien*, **3** : 195-202.

— 1958. — The skeleton of *Pliopithecus* (*Epipliopithecus*) *vindobonensis* Zapfe and Hürzeler. *Am. J. phys. Anthrop.*, n.s., **16** (4) : 441-455, 3 fig., 1 pl.

— 1960. — Die Primatenfunde aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devinska Nova Ves), Tschechoslowakei. *Schweiz. palaeont. Abh.*, **78** : 1-293, 115 fig.

— 1961. — Ein Primatenfund aus der miozän Molasse von Oberösterreich. *Z. Morph. Anthrop.*, Stuttgart, **51** (3) : 247-267, 5 fig.

— 1969. — Primates. *In* : Catalogus Fossilium Austriae, Wien, p. 1-16, 1 fig.

Manuscrit déposé le 4 mars 1980.

PLANCHE I

1. *Crouzelia auscitanensis*, radiographie de la mandibule type (Sa 999). × 1.
2. *Crouzelia rhodanica* nov. sp., M_2 gauche type (FS 65626). × 3.

3 à 8. *Pliopithecus piveteaui* :

3 — P_3 droite de Savigné-sur-Lathan (coll. Collier) : a, face occlusale ; b, face labiale ; c, face linguale. × 3.
4 — P^3 gauche de Channay-sur-Lathan (FS 3839). Face occlusale. × 3.
5 — M^2 droite de la carrière Fontenille à Thenay (coll. Quatrehomme). Face occlusale. × 3.
6 — M^2 droite de la carrière La Brosse à Meigné-le-Vicomte (coll. Quatrehomme). Face occlusale. × 3.
7 — M^3 gauche de Savigné-sur-Lathan (FS 3219). Face occlusale. × 3.
8 — M^3 gauche de Savigné-sur-Lathan (FS 2949). Face occlusale. × 3.

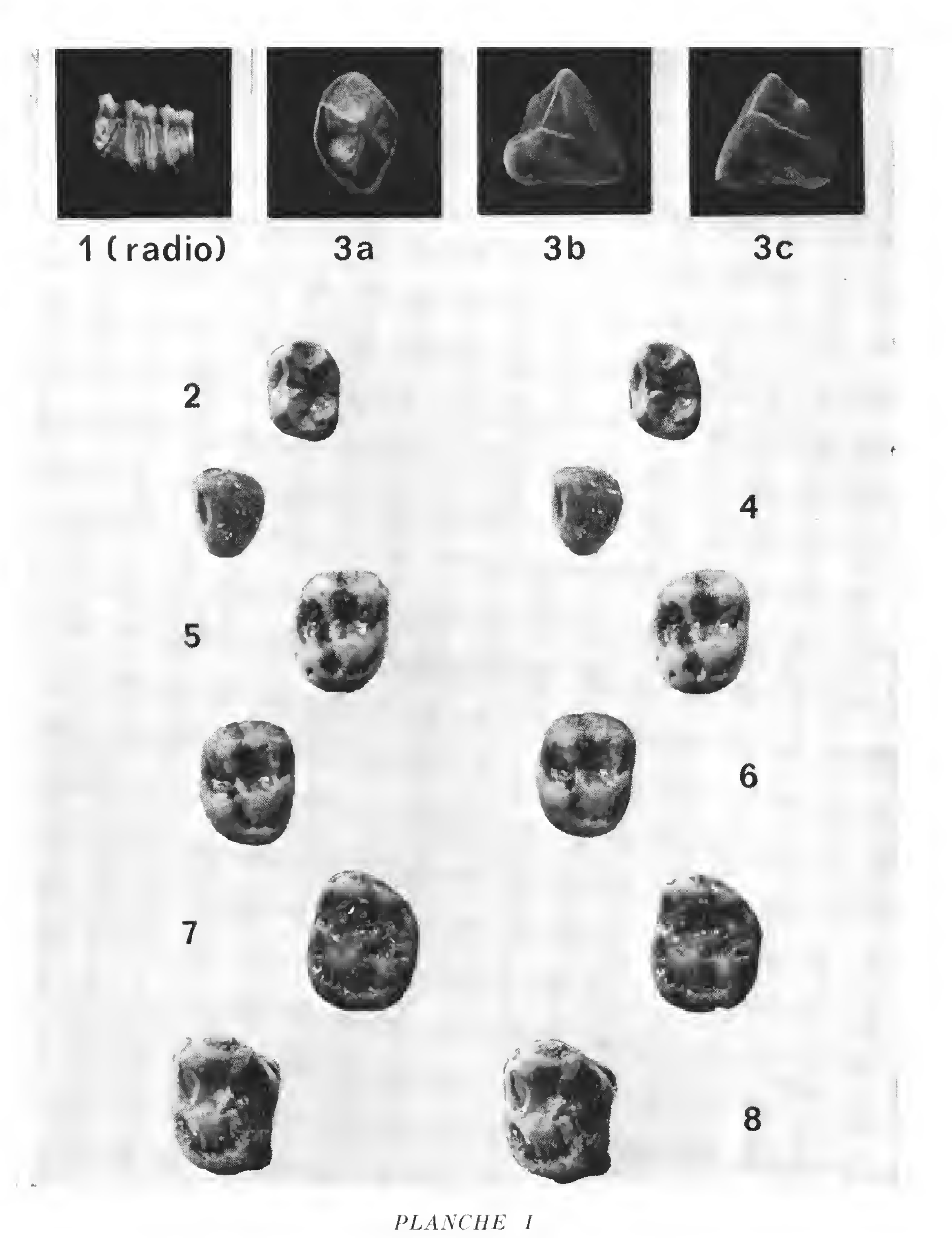


PLANCHE I

PLANCHE II

Pliopithecus piveteaui

1 — M_1 gauche des Beillaux à Hommes (coll. QUATREHOMME).
2 — M_2 droite des Beillaux à Hommes (coll. QUATREHOMME).
3 — M_3 gauche de Pontigné (FS 3840).
4 — M_3 droite de Ponlevoy-Thenay (citée *in* STEHLIN, 1925), d'après un moulage.
5 — M_3 gauche de Savigné-sur-Lathan (coll. MOURET), d'après un moulage.
6 — M_3 droite de Savigné-sur-Lathan (coll. QUATREHOMME).
7 — M_3 gauche de Savigné-sur-Lathan (coll. QUATREHOMME).
8 — M_3 droite de Savigné-sur-Lathan (coll. BOUCHER).

(Toutes ces pièces sont figurées en vue occlusale et à l'échelle × 3.)

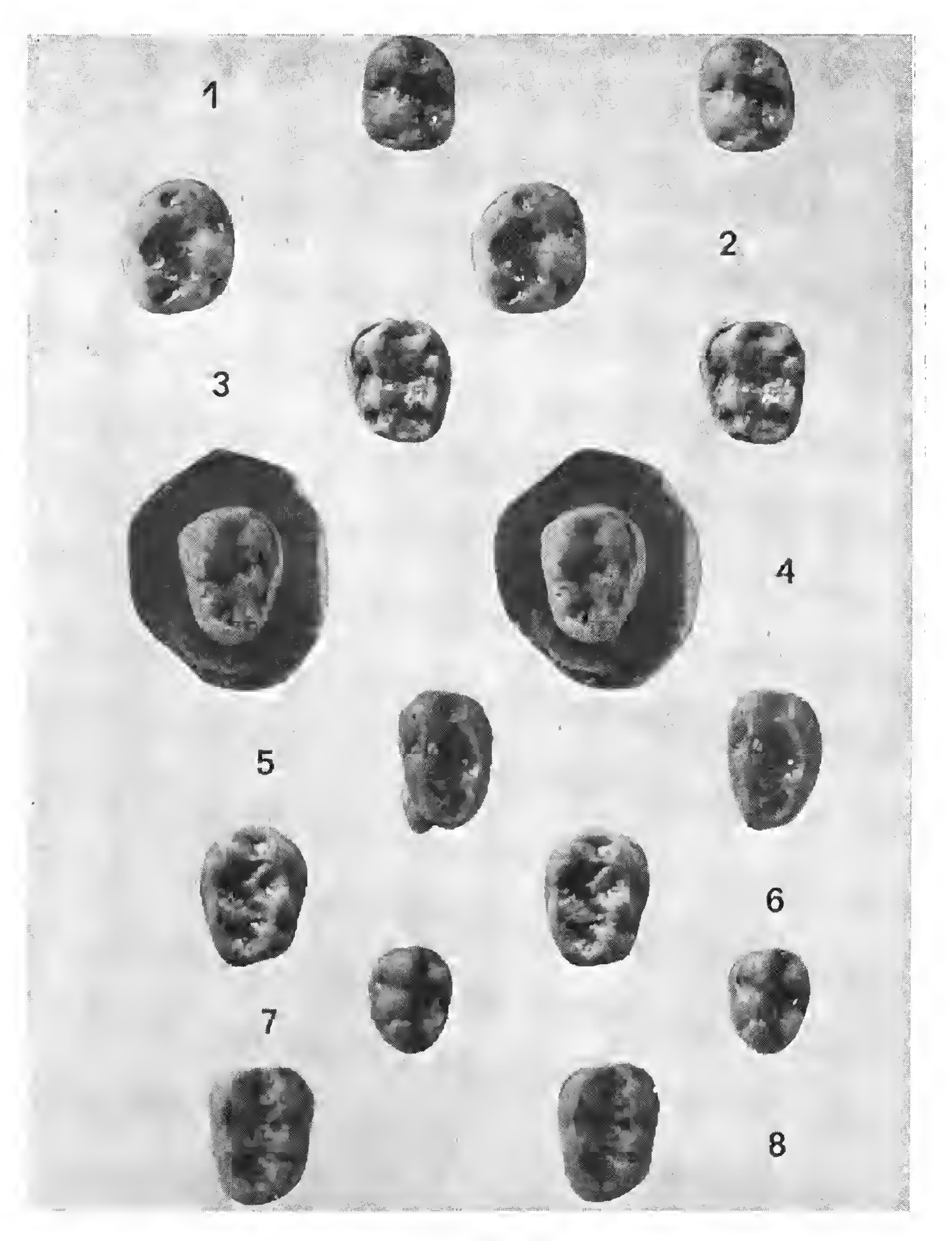


PLANCHE II

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 2, 1980,
section C, no 2 : 87-104.

Pachyrhachis problematicus Haas, snakelike Reptile from the lower Cenomanian : ventral view of the skull

by Georg Haas *

Résumé. — Le côté dorsal du fossile a été enrobé de résine et traité à l'acide acétique. Le côté ventral du crâne a été ainsi partiellement mis à jour ce qui permet une description plus détaillée et une meilleure interprétation des différents éléments crâniens. L'articulation intramandibulaire entre dentaire et splénial, l'extrémité d'un stapes bien conservé s'appliquant directement au côté médian du carré, l'impression en négatif d'une extracolumelle cartilagineuse ainsi qu'un bon nombre d'éléments osseux sont décrits. La colonne vertébrale a été elle aussi traitée des deux côtés à l'acide, surtout les régions pachyostotiques, et une description détaillée en est donnée.

Abstract. — After embedding, the fossil was treated with acetic acid and many more osseous elements of the ventral side of the skull were revealed. A clear intramandibular joint between dentary and splenial and all the other mandibular elements can be seen. A well preserved stapes whose end is applied to the medial face of the quadrate, continued by the negative of a cartilaginous " extracolumella " are described as well. The vertebral column, especially the pachyostotic areas, were treated also with acid from the ventral and dorsal sides.

This communication completes our first report on the Early Cenomanian snake *Pachyrhachis problematicus*, by giving more details of a midbody section of vertebrae and ribs, prepared by the acetic acid and mechanical methods dorsally, and for a short section, ventrally as well. We gave an account of the dorsal view of the skull in the previous paper ; here, the results of the preparation of the ventral view will be given and discussed, comparing our data with corresponding ones on other primitive snakes (fossil or recent). We start with the description of the ventral face of the skull.

The first communication on *Pachyrhachis* dealt mainly with the dorsal aspect of the skull (besides the general description of the fossil). Here the remains of the ventral face of the skull will be described in detail.

The dorsal aspect exhibited a strange mixture of ophidian and decidedly non-ophidian characters.

Concentrated list of the ophidian characters

1. Anteriorly free maxillary of a rather booid shape.

2. Presence of teeth, decidedly ophidian in fixation and recurved shape, on premaxillary, maxillary and dentary (on the palatal series, see later on). Some teeth are furrowed along the anterior slope.

* *Department of Zoology, the Hebrew University, Jerusalem, Israel.*

3. A probably completely closed braincase due to substantial descensus parietales. Parietal has a pronounced longitudinal crest. The elongated squamosal extends beyond the braincase proper, resulting in a backwards shift of the dorsal articulation of the quadrate, which is ventrolaterally spread out, flattened and rather elongated in ophidian style and mobility.

4. An open symphysis of the mandibles, which possess an intramandibular flexibility and a remarkably short retroarticular process.

5. Pre- postfrontal and postorbital in ophidian (booid) disposition.

6. There is no lacrymal and jugal.

7. Most probably, there is a single mental foramen in the dentary, not a series.

List of decidedly un-ophidian characters of Pachyrhachis

1. Presence of a double parieto-frontal articulation at the transverse anterior edge of the parietal, which shows indications of a parietal foramen, or, at least a thin dorso-median area.

2. There are two *fused* and shortened nasals in a strictly unophidian position (between the frontals).

3. At the inner face of the mandible there is a rather big and independant coronoid with a remarkably high dorsal process.

4. Strange is also a window between the horizontally spread out postfrontals and postorbitals.

5. There is a splinter-like supratemporal.

The ventral aspect disclosed several other decidedly ophidian treats, shortly mentioned here and described in more details later on.

The stapedial rod is closely applied to the dorsal area of the medial face of the quadrate; it had a cartilaginous continuation along the quadrate, clearly recognizable as a ditch on the medial face of the quadrate. There is a clear indication of an effective bending plane at the inner side of the mandible between the dentary plus splenial bending against the composite bone plus angular. There was, besides substantial parietal descensus, also a moderate frontal one. The rather plump sphenoid rostrum, flanked by descensus parietales has a primitive ophidian shape.

We shall deal first with the better preserved bones.

The pterygoid

The right one is much better preserved than the other, whose anterior half is rather blurred (fig. 2). Both pterygoids end bluntly at approximately the middle of the spread out quadrates, which are flattened out laterally (compare with dorsal view, fig. 1); this fact

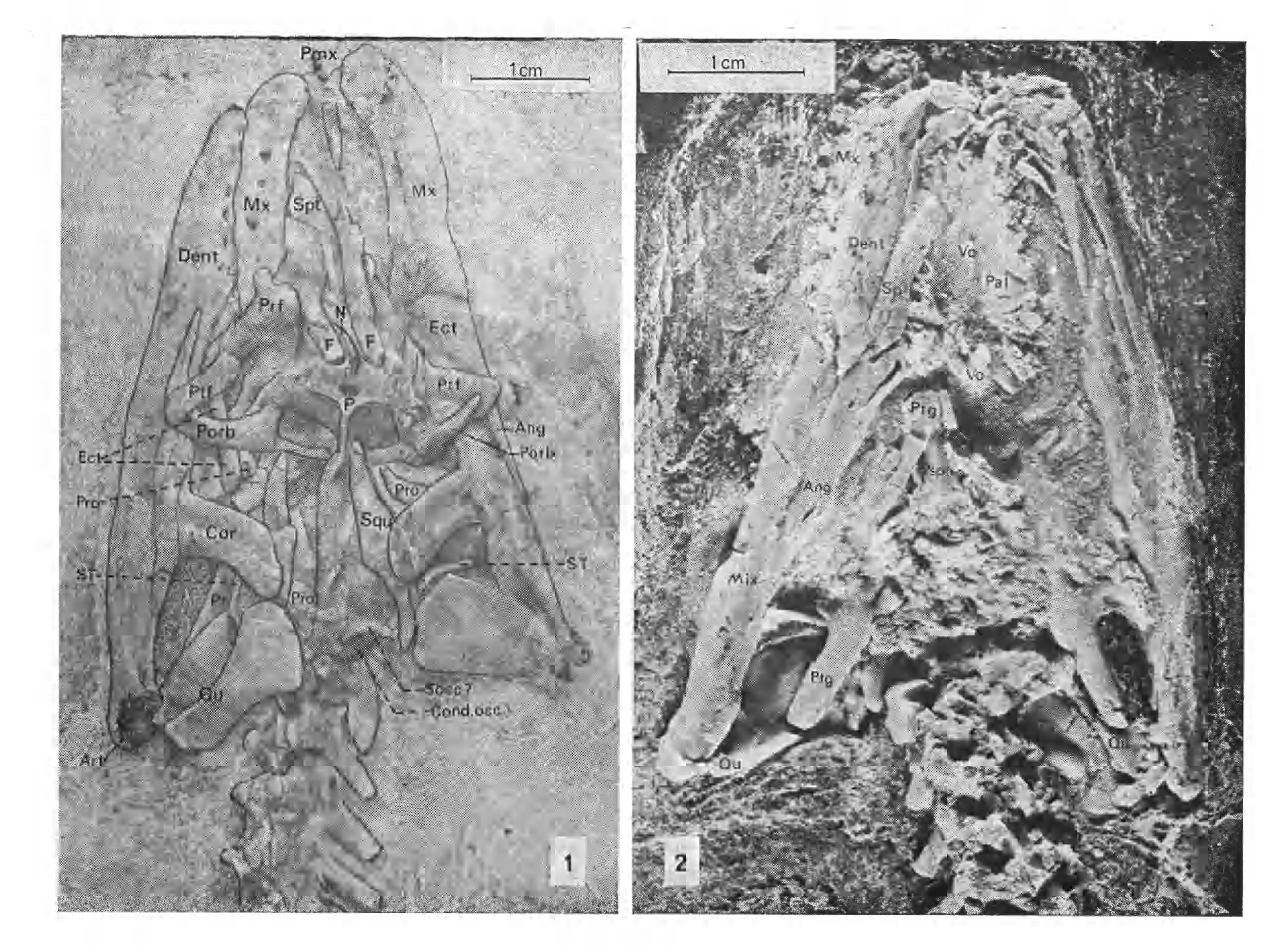
---

Fig. 1. — Dorsal view of skull of *Pachyrhachis problematicus* Haas, Lower Cenomanian of Ein Jabrud. The little fused nasals between the caudal end of the frontals.

Fig. 2. — Ventral view of skull of *Pachyrhachis*.

Abbreviations

Ang = Angular ; Art = Articular ; Cond. occ. = Condylus occipitale ; Cor = Coronoid ; Dent. = Dentale ; d.F. = Descensus frontalis ; Ect = Ectopterygoid ; Exc = Extracolumella ; F = Frontal ; Mix = Mixed bone ; Mx = Maxilla ; Nsp = Neural spine ; P = Parietal ; Pal = Palatine ; Pmx = Premaxilla ; Porb = Postorbital ; Prf = Prefrontal ; Pro = Prooticum ; Przyg = Prezygapophysis ; Psph = Parasphenoid ; Pt = Pterygoid ; Ptf = Postfrontal ; Ptg = Pterygoid ; Ptzyg = Postzygapophysis ; Qu = Quadrate ; Socc = Supraoccipital ; Spl = Splenial ; Spt = Septomaxillary ; Squ = Squamosal ; ST = Supratemporal ; St = Stapes ; Vo = Vomer.


Pmx
1cm
Mx
Spl
Mx
Dent
Prf
N
F
F
Ect
Ptf
P
Prf
Porb
Ang
Ect
Porb
Prc
Prc
Cor
Squ
ST
ST
Pr
Pro
Socc?
Qu
Cond.occ.
Art
1
1cm
Mx
Dent
Vo
Pal
Spl
Vo
Ptg
Psph
Ang
Mx
Ptg
Qu
Qu
2

speaks in favour of their high motility. The pterygoid as a whole, forms a slightly sigmoid contour stretched out lengthwise. The sigmoid flexure lies posteriorly of the middle area. The longer medially directed anterior part has a spade-shaped, rounded flattened anterior end. The antero-lateral bay is an artefact : the original external contour followed a straight course (see fig. 4, stippled). Only 2 minute teeth have been disclosed — a strange situation for a primitive snake (as in *Dinilysia*, see later). The remarkable distance between the roughed posterior end of the bone and the mandibular articulation is probably exaggerated by vertical pressure. A triangular, postero-laterally pointed groove on the inner (= median) face of the spread quadrate lodged, most probably, a ligamentous continuation of the pterygoid, linking it with the lower-median end of the quadrate (fig. 2, 4, 6) as in typical snakes.

There are no clear traces of the place of articulation of the pterygoid with the basal processes of the sphenoid. Unfortunately, this region is badly and only partly preserved. We may, by comparison with *Python*, surmise that this area of articulation was situated in the *anterior part* of the somewhat widened sagittally oriented central (or better " post-central ") part of the pterygoid. This would be a remarkably caudal position of this articulation in relation to the skull base. It is possible that remnants of this structure are partly preserved just at half of the total length of the pterygoid, as a buttress-like elongated remnant of the cranial base, linked to the sphenoid rostrum a flattened stretch of bone disappearing just over the enlarged anterior end of the pterygoid, might be the remnants of the basal process.

The ectopterygoid

A clear suture along the pterygoid's external border shows medial parts of the ectopterygoid which laterally meets the (unexposed or hidden) posterior end of the maxilla. The ectopterygoid is seen just anterior to the transversally disposed supratemporal. Its anterior distal end lies under a longitudinal sliver of bone along the lower jaw. This could also be the posterior end of the maxillary (better exposed in the dorsal view).

The quadrate (fig. 2, 6)

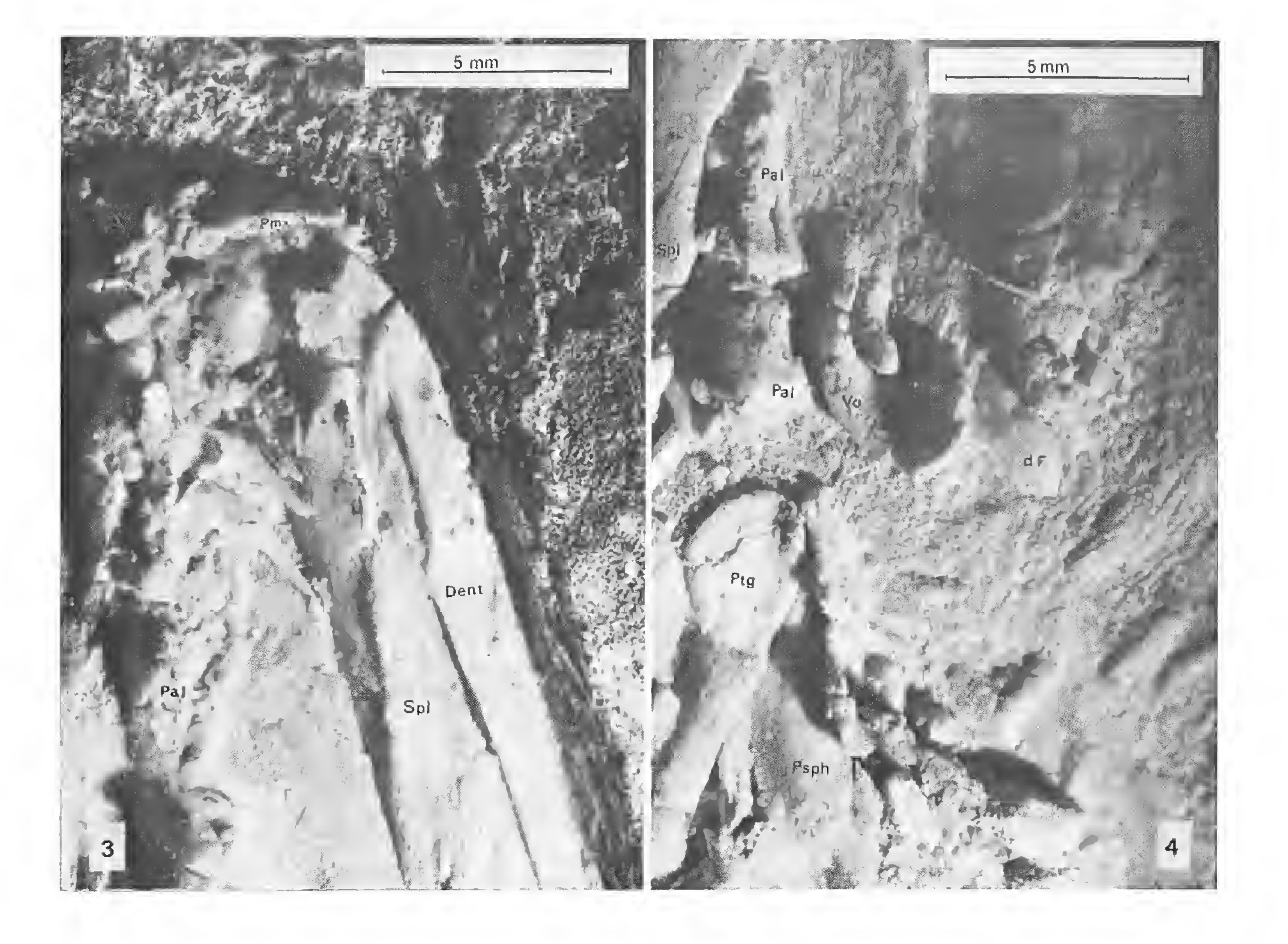
Both bones were clearly seen as sprawled out elements in the dorsal view. A crack in the left element caused a wrong interpretation in my first paper. The ventral view

---

FIG. 3. — The anterior end of the left mandible, the symphyseal area (open !) end, besides parts of the premaxillary, the left palatine with three teeth and another tooth, probably belonging to the right anterior end of palatine. The two posterior teeth of the palatine show clearly the *ophidian shape* of the teeth and their acrodont attachment.

FIG. 4. — Shows (caudally) the anterior end of the right pterygoid, and in front of it the fragmentary right palatine close to the ventromedian border of the mandible. Medially of the palatine, the dubious right vomer with its " inner tongue " is clearly visible, with an intact postero-lateral and a damaged medial border. In front of this, a sagitally disposed bony bar represents most probably anterior parts of the same right vomer, however in situ. Above the right vomeral margin, the ventrally convex flat bone, considered as a descensus frontalis, is clearly seen, pierced by foramen (possibly a branch of Lakjer's V " 4 " for a deep cranio-ptg. muscle). Above the posterior/medial part of the vomer, a small bony prominence — possibly a part of the elsewhere hidden left vomer.

Medially of the anterior part of the right ptg., the parasphenoid rostrum with ventrally pushed descensus parietales on both sides of it.



5 mm
Pm
Dent
Spl
Pal
3
5 mm
Pal
Spl
Pal
Vo
dF
Ptg
Psph
4

shows this clearly. What I thought to be a part of the skull itself is undoubtedly just the anterior part of the left, cracked, quadrate. The right quadrate shows proximally the suspensorial element (which we considered as a true squamosal). Just lateral of the elongated and flattened dorsal articulation the jutting distal end of the right stapes is clearly seen, closely applied to the quadrate's flattened median face (fig. 6). The terminal part of the stapedial rod is slightly expanded, showing a surface which certainly was continued as a cartilaginous rod, closely attached lengthwise to the quadrate, on whose inner surface a short gutterlike depression indicates the place of this rod of cartilage. This situation is well known in recent snakes. It should only shortly be mentioned here, that the position and flattened shape of the quadrate is typically snakelike and shows no similarity with the short vertically disposed, (and not post-cranially displaced) quadrate of *Dinilysia*, or the primitive Anilids or Booids, where this bone is relatively short, vertical and of a much more complex structure (see discussion).

The palatine (fig. 2)

The palatine is situated in front of the anterior end of the pterygoid — and badly preserved at the left, better on the other side. There, we see clearly two snakelike anterior teeth in lateral view, followed by approximately 5 alveoles. The gap between palatine and pterygoid is certainly not natural, but caused by dislocating pressure. Teeth sockets on both these bones in *Dinilysia* show that their dentition was minute compared with the maxillary alveoles. Such minute teeth we mentioned above for the pterygoid. The preserved palatine teeth, however, are of rather a " normal " size. It seems that this bone is getting gradually more compact caudally (right side).

The vomer

Between both posterior ends of the palatines there is a more or less ventromedian, dorsally arched " gutter "-shaped bone (fig. 2, 4) which is difficult to interpret. Anteriorly it is hidden by a very hard matrix, inside the ventrally open vault of the " gutter " there is a tongue of caudally free bone ; antero-laterally this bone was probably linked with the (in our ventral view) lateral border of this gutter. Cracks do not allow to state this with certainty but great probability. The posterior and left borders are completely preserved ; the right border lost a little of its marginal area. Just at the point where this slightly damaged border disappears in a rostral mass of matrix, a slight, but intact bay cutting into

---

Fig. 5. — Shows details of the intramandibular articulation with, distally, the closely combined dentary plus splenial, and proximally, the cranially diverging " mixed bone " and angular. Note the interlacing of both components and the nerve foramen on the external face of the angular.

Fig. 6. — The posterior end of the right pterygoid with the medial face of the quadrate above it. Insertional scars (the lateral shady, the medial strongly illuminated) of the pterygo-quadrate ligament are clearly visible. At the inner margin of the pterygoid, the caudally protruding stapedial rod, closely applied to the upper-inner face of the quadrate. Swollen distally, the rod was clearly continued by a terminal cartilaginous " extracolumella " with a terminal swelling clearly visible near the upper/medial end of the quadrate, immediately under the sagitally oriented upper articulation (maybe the right-hand bone is the end of the squamosal or a part of the ventro-lateral corner of the neurocranium). In front of the quadrate, the narrow sliver of distally tapering, flattened supratemporal.



1 cm
5
Dent
Spl
Ang
Mix
Ptg
6
St
Mix
Ptg
Squ
Exc
1 cm

this right border may be seen. Between the left palatine (its caudal end) and the gutter a caudally gently rounded bone can be seen dorsally, which is almost certainly a descensus frontalis, because it is bent latero-dorsal at its external margin — probably the left-hand descensus. In front of the gutter, a longitudinal low ridge of bone emerged from the matrix (which proved to be intractable in this area). This certainly is an anterior part of a vomer. Remains the question about the nature of the gutter-shaped bone itself. It cannot be (as we first suggested) a part of the cranial base, because of its considerable distance from the rather narrow remnant of the basipterygoidal rostrum (processus cultriformis) converging towards the right anterior end of the pterygoid. Even more important than the distance is the intact left caudal border of the gutter and the fact that the latter lies at a considerably more ventral level. The bay at the right margin (as seen in photo) precludes the fact that the gutter could be a displaced azygous element. The best interpretation seems to be that gutter and internal tongue are parts of a much more elongated and extensive vomer (dexter) whose concavity, now ventrally situated, was, originally, directed laterally, like the vomeral ends of a *Python*. This interpretation has one weak point : where is the partner of this vomer ? We have to assume that it is lost. Certainly, this interpretation is not satisfactory, but it is certainly better than the abandoned first one, considering the gutter as a part (much too rostral) of the basis cranii. The area of the vomeres in *Dinilysia* is very similar to Anilids and *Python* (Estes, Frazetta & Williams).

The shape of a transversely disposed premaxillary can faintly made out between both well separated anterior ends of the lower jaw (fig. 2, 3, 1). It is much better visible in the dorsal view (fig. 1) which showed also a posterior dorso-median spur-shaped process.

The teeth

As in the dorsal aspect, also the ventrai view showed several clearly furrowed teeth. One is situated near the left side intramandibular articulation (medially of the mandible, it is probably laterally dislodged from the posterior part of the palatine). In front of the same element a very long weakly furrowed tooth is seen, probably displaced from the left maxillary. At left, at least 3 unfurrowed teeth jut out from the almost completely hidden anterior part of the palatine (unclear but possibly one more tooth is hidden here). Of a group of 4 broken teeth in a prepalatinal position (probably dislodged from the premaxillary, but rather belonging to the anteriormost part of the dentary) the right one of the group is clearly provided with a furrow. At the right hand side, a series of 3 teeth gradually increasing in size in cranial direction are seen in lateral exposure, their points directed latero-caudal. No furrows could be made out owing to the lateral exposure. (On alveoles, see description of the bones concerned.) In conclusion, 3 of the exposed teeth are certainly grooved along their anterior slope.

Lower jaw

At a first glance, two ophidian characters are seen in the *Pachyrhachis* mandible. The symphysis certainly was not rigid, probably very loose or open, since both dentary tips are clearly separated and both mandibles are exposing (more at left side) their inner (median) face (or also ventral face. flattened out). Secondly, as in many primitive snakes, the retro-articular process was very short (the only exception among recent snakes being

the aberrant Typhlopids). Both coronoids, which are so prominently visible in the dorsal face, are completely hidden ventrally. We shall describe in the following the better preserved right mandible. Most probably there was a single mental foramen.

The dentary is, in relation to the whole mandible, rather short (fig. 2, 5) : it has between 2/3 and 1/2 the length of the " mixed " posterior bone (2.3 against 3.7 cm). At the inner (median) flank of both bones (together 5.6 cm in length measured in a straight line), a splenial is, in lengthwise suture, situated along the dentary ; the angular has a comparable position at the mixed bone (surangular, articular plus prearticular). As just mentioned, this caudal element of the jaw has a relatively exaggerated length. It is not quite clear if the surangular (at caudal median face of the mixed bone) is not, at least partially, fused with it but elsewhere in sutural contact. The other view (from above) gives however no indication for an " independent " surangular. The posterior end of the mixed bone is somewhat swollen at the posterior articular region. The retroarticular region is just faintly indicated (as in most recent snake groups).

Along the anterior inner margin (caudally, clear sutures are somewhat blurred), the angular seems to be wedged into a long lateral and a very short medial prong of the mixed bone. Caudally in close contact, a gap opens between the long " branch " of this fork (probably artificially widened by vertical pressure). Anteriorly, the angular widens slightly up to the level of a (trigeminal) foramen : from this point onwards, the width is slightly reduced and the bone forms a bay for the intramandibular articulation with the succeeding splenial, formed by a thin short " lateral " and a broader " median " tongue. In front of the angular, the splenial borders closely at the inner side of the dentary's posterior half. The anterior gap between both bones is an artificial one caused by pressure. Posterior, the splenial encloses by 2 prongs the lateral of the angular and, together with the dentary, formed a rigid unit against the combined mixed bone plus angular. This intramandibular joint is typical (more or less expressed) for platynotans and serpentes : it is especially well developed in simplified form in *Xenopeltis* and, in primitive form, in Leptotyphlopids. The right side shows the same conditions, however, somewhat blurred : Here also, the window surrounded by angular, mixed bone and dentary, excludes completely the splenial. At the left margin of the gutter (at right in our fig. 2) a posteriad pointed bone is visible. It lies closely at a more dorsal level than the gutter and bends *dorsad* laterally, covered by the posterior end of the damaged left palatine. It is most probably a descensus frontalis : at its rostral end, faint traces of a median process (a suprachoanal arcade ?) near the caudomedial part of the palatine can be seen, similar in location to such a structure in booids. Inside the " gutter ", whose curved left hand margin only is complete (a break at the periphery of the right margin), lies, what should be considered as the caudal end of the right vomer. In front of the latter a longitudinal ridge of bone could probably be an anterior part of the right vomer ; I realize that the interpretation of the " gutter " is not satisfactory — but what else could it be than an anterior part of an azygous anterior element at the cranial base ? At the anterior right border, where it is intact, a small incisure can be made out, a fact which contradicts the *azygous* nature of the " gutter ". Therefore, the gutter with the tongue inside, represents a right vomer. If this is correct, the left one is completely missing. The anterior sagittal bone ridge could be the anterior end of the same vomer.

Here is another possibility : maybe that the right margin of the gutter was originally

the ventral one of the right vomer. This would give the vomer a more " modern " booid shape : it leaves the incisure unexplained but would be reasonable in comparison with a recent *Python* vomer with its long 2 paramedian " shell-like " vertical walls. In this case, the posterior tongue could be considered as a part of a septomaxillary (maybe also the anterior vomeral fragment ?) This explanation would again involve the assumption that the right hand (left) vomer is completely lost. Near the antero-medial margin of the pterygoid (of which a lateral triangular part is missing antero-laterally (so, eliminating the incisure seen in the photo) there is a sagitally oriented bone of unclear nature.

The above mentioned sagittal sliver of bone and 2 other vertically disposed remnants of a bony wall at both sides of the parasphenoid are, most probably, parts of the more or less vertical area of the braincase pushed into a more ventral level than the rostrum (parts of the parietal descensus), which formed the median and lateral floor of the braincase.

Above the anterior end of the pterygoid a flattened elongated bone is certainly a somewhat displaced part of the parasphenoid rostrum rostrally of the area of the basipterygoid processes, of which remnants at the left side are seen applied and slightly covering the inner margin of the central pterygoid area. The other side is completely indistinct.

Trace of descensus parietales are seen at different places along the parasphenoid ; unfortunately, the posterior part of the basicranium, condylar area and prootic were almost completely eroded.

Discussion

Comparison with *Python* and *Dinilysia*

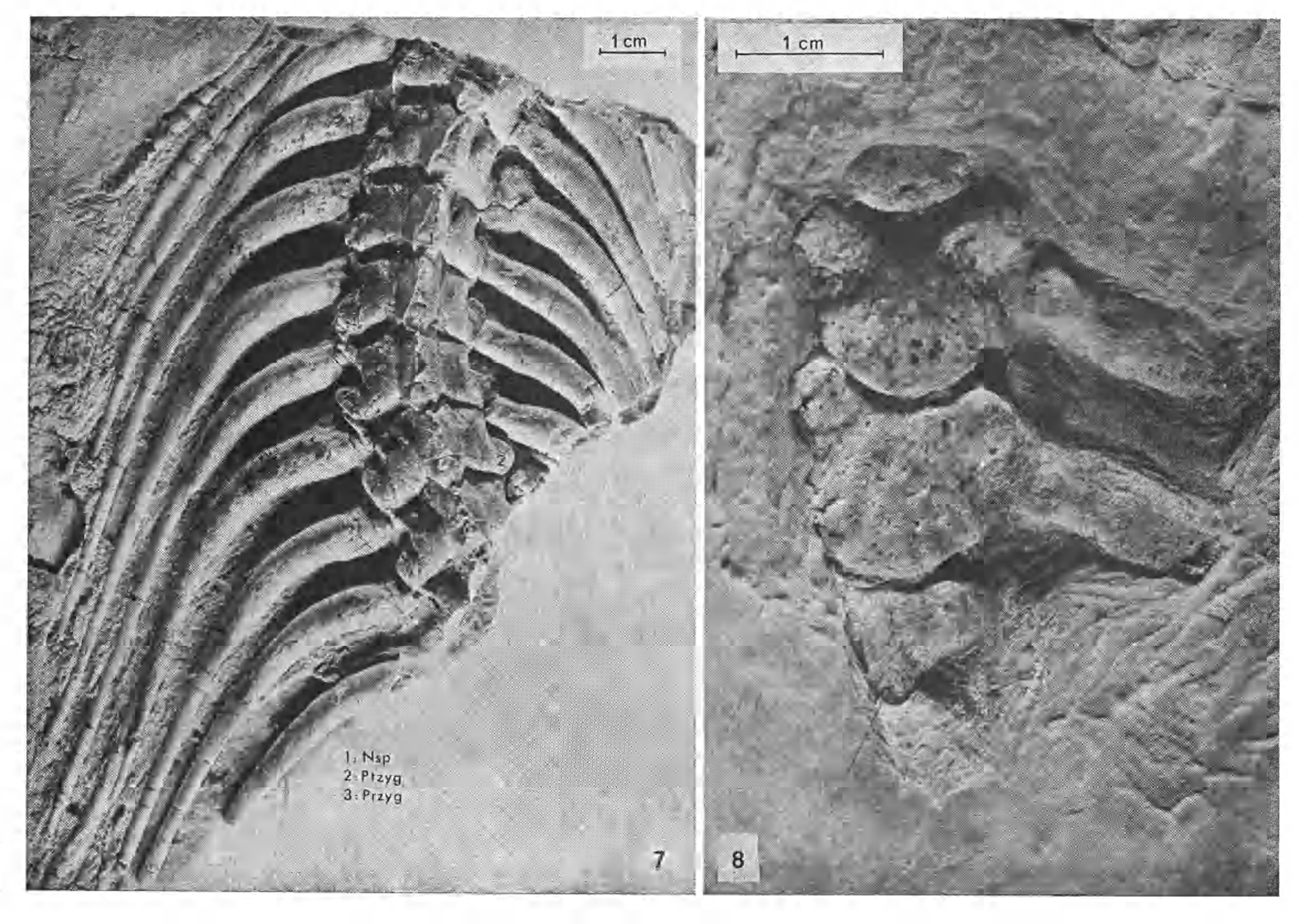
1. The pterygoid, in ventral view, shows a similar, but only slightly S-shaped contour. It is strange that this richly toothed bone is almost edentulous in *Pachyrhachis* (2 minute alveoles). In this respect it resembles *Dinilysia*, where the palatine as well bears only minute alveoles. Remarkable also is the wide distance between the posterior end of the pterygoid and the lower joint of the quadrate. Partly only, this situation is caused by vertical pressure and the exaggerated outwards sprawling of the ventral ends of the quadrates.

2. The mandible shows in ventral view a surprising similarity with *Python* (except the very massive and widely bulging coronoid as clearly seen in the dorsal aspect, fig. 1). There is an intramandibular articulation characterized by an angular intrusion of both dentary and splenial into a bay formed by the caudally situated articular + prearticular + surangular = " mixed bone " + angular. In *Pachyrhachis*, however, the clear anterior two branches of the angular, latero-ventrally pierced by a nerve foramen, should be stressed : these unequal processes (the ventral more extensive and stronger than the dorsal one) interlock nicely with a pair of corresponding prongs at the posterior end of the

---

Fig. 7. — A midbody piece of ribs and vertebrae of *P. problematicus*.

Fig. 8. — Ventral preparation of several centra of the specimen shown on previous figure.


1 cm
1 cm
1: Nsp
2: Ptzyg
3: Przyg
7
8

splenial. Here again the lateral one is narrower and smaller than the more medial (orientation according to the certainly artificial flattening of the elements involved). Compared with *Python*, the dentary of *Pachyrhachis* is much shorter in comparing its length with the mixed bone.

3. The left mandible is badly crushed but shows a longitudinally lengthwise split dentary with the same interlocking described on the other side.

4. The palatine is fairly broad, even if we ascribe this fact as the result of a flattened and smoothed out suprachoanal arch halfways along the medial border of the bone. It has normal-sized alveoles (see later remark on medial processes).

5. The right quadrate shows in ventral aspect two concavities. The wider and flatter behind the end of the blunt posterior end of the pterygoid was certainly the place where a strong ligament linked both bones in a more or less loose connection. The more mediodorsal, much narrower furrow continues exactly the direction of the osseous stapedial rod, which is slightly swollen just short of its abrupt end : there is no doubt that the furrow indicates the attachment of a distal rod of cartilage as in a typical ophidian (see above). This fact shows that *Pachyrhachis* had neither a tympanic membrane nor a tympanic cavity like a modern snake, as well as a strictly ophidian stapes, closely applied to the quadrate.



Fig. 9. — Enlarged detail showing the surface of pachyostotic versus non pachyostotic areas.

6. The bone at the left side, medially paralleling the stapes, is considered as a part of a caudally jutting squamosal or a parotic process — most probably a part of an elongated prootic (or a fused otic capsule). The second interpretation seems less plausible

(compare with the dorsal view, fig. 1). On the other side, there seems to remain a badly preserved stapes, but nothing remains of the caudo-lateral process (traces only) near its medial border.

7. Concerning the mesokinetic pair of articulations of the frontals with the fused parietals, we should take into consideration, that such a type of articulation precedes the establishment of a typical prokinetic joint between the frontals and the nasals, as typical for ophidians (Rieppel, 1978), and gives special importance to the condition seen in *Pachyrhachis*.

8. The almost toothless condition of the pterygoids is really surprising in view of many other primitive features and in comparison with primitive snakes. But, as mentioned above, the same condition is seen in *Dinilysia*.

9. As said in my first paper on *Pachyrhachis*, the considerable size and prominence of the coronoids is certainly a primitive character which is atypical for a primitive modern snake.

10. Important also is the fact that the suspensorial element of the quadrate is really a squamosal and not a supratemporal or a tabular, as many later authors thought. This fact shows that the element has been secundarily shortened in modern snakes by reducing an anteriorly much longer contact with the cranial capsule, and that it gradually bulged beyond the endocranium, shifting the upper quadrate articulation from the skull proper backwards.

Probably, the poor remains of bone antero-medially of the widest part of the pterygoid, are lateral remnants of the area of the basal processes of the sphenoid, posterior to more rostral fragments of bone overlapped by the anteriormost part of the pterygoid. Unfortunately, these few remnants of the basicranium are of little help for an understanding of this area. Most of the cranial capsule is missing; especially the basisphenoid and the occipital region.

Pachyrhachis differs very strikingly from *Dinilysia*. We mentioned above the rather snakelike position of the quadrates, which are elongate and flattened, in strict contrast from the short, vertically directed stout bones in *Dinilysia* exhibiting characteristic ridges and processes. Unique is the articulation between frontals and parietal — quite unknown in *Dinilysia* but probably characteristic for several developmental trends among platynota of Cretical age. The fused, interfrontally placed nasals are also very peculiar. Both genera possess on the fused parietals a sagittal crest. The strangest feature (dorsal view) is the surprising size and prominence of the coronoids and the window or gap between postfrontals and postorbitals, which are suturally in contact in *Dinilysia*. There seems to be no trace of a jugal on top of the maxillary as in *Dinilysia*, but there is a fairly large prefrontal. The parietal certainly had extensive descensus. It is shown (see above) that the frontals had minor ventral extensions. The long stapedial rod (the footplate is hidden) is rather ophidian in *Pachyrhachis* and completely different from the short and stout structure in *Dinilysia*.

Traces of the anterior transverse suture between parietal and supraoccipital seem to point to a certain correspondence with *Dinilysia* in general proportions of the azygous supra-occipital. Concerning the difficult gutter-shaped element, we showed above that it certainly could not be of azygous nature and that several criteria make its interpretation

as a caudal part of a right vomer possible, whose right hand margin has been originally the ventral which had been pressed into the peculiar position seen in the fossil : the now medial margin was originally turned downwards as in a *Python*. As we said above, this explication is linked with the assumption of a complete loss of the left hand partner of the vomer.

Conditions of the supratemporal and squamosal (= supratemporal of *Dinilysia* after Estes, Frazetta and Williams) are very dissimilar. Probably, the squamosal in *Pachyrhachis* did not bulge much beyond the dorsolateral corners of the skull capsule. The rather long and probably massive ectopterygoid is only exposed in the dorsal view and seems to be similar with conditions observed in *Dinilysia* (a small fraction at the suture with the pterygoid is seen in the ventral view at left). In the mandibula, *Dinilysia* shows — a striking difference — a much smaller and less bulging coronoid and a less shortened dentary than in our species, besides many differences in details. So, in our specimen, the splenial seems to be relatively much longer. Dentary and " mixed bone ", however, seem to interlock in a similar way. In *Pachyrhachis*, traces of a suture separating the surangular from the prearticular are discernible (ventral view). In this view, I consider the ventromedian element paralleling the " mixed bone " as an angular of considerable size (like in, e.g., a *Python*).

The loss of most of the ventral parts of the endocranium complicates a thorough comparison with *Dinilysia*. The preserved parts, however, show, as mentioned above, very striking differences.

We underline here :

1. The mesokinetic articulation on the skull roof (fig. 1).
2. The reduced size of the nasals, which are fused and very small, lying between the long frontals.
3. The uncommon size and prominence of the dorsal process of the coronoid.
4. The flat and elongated shape of the quadrate.
5. The elongated squamosals, still in extensive contact with the parietal.
6. The splinter-like supratemporals.
7. The peculiar postorbital prominence, enclosing a window bordered by the prefrontal, postfrontal and the postorbital.
8. No trace of a jugal could be seen in *Pachyrhachis*.

In view of the incomplete morphological characters of the braincase, an appraisal of this new fossil reptile is problematic and difficult. Ophidian is the probably closed braincase, the simple attachment of the quadrate to the braincase by a single dermal bone, the squamosal, in a rostro-lateral position. The quadrate as such reminds more the shape of a higher than of a primitive modern snake, by its sagittal upper joint, the rather flattened shape and the sidewards mobility (probably exaggerated in the fossil). As a dweller of a flat sea habitat (food — at least as far as observed — consisting of Pycnodont fishes) the eyes were directed upwards. The fact that also other reptiles of at least ophidian relationship, like *Pachyophis* and *Simoliophis*, are marine or estuarine, recalls Nopcsa's old ideas about marine snake origins (in which I do not believe, in view of many characters of the most primitive recent snakes). There could have existed many lines of platynotan relationship — or even other alliliations, which tended in parallel ways towards an " ophidian " end-stage. The snake-like close attachment of the stapes to the upper median face of the qua-

drate, the intramandibular joint and the open symphysis find parallels to ophidians, as well as the presence of at least a substantial number of furrowed teeth in the upper jaw and palatine. On the other hand, the mesokinetic paired articulation between each frontal and the azygous parietal would be an unexpected character for a primitive snake — however, snakes did develop prokinesis from a mesokinetic state, after all. The mesokinetic joint could therefore, be an archaic criterion, as well as the toothed premaxillary (fig. 1). It seems, but it is not quite clear, that the upper head of the quadrate did, in ophidian style, rise from the squamosal in a somewhat " postcranial " position, but not in an exaggerated degree (fig. 2, at left).

Remarks on the furrowed teeth of *Pachyrhachis*

Reviewing the occurrence of furrowed teeth among recent reptiles, we find them in the saurian family of Helodermatidae (2 species), where they are restricted to the dentary ; all teeth on this bone are furrowed. Among snakes we find such teeth in the vast array of the opisthoglyphous and proteroglyphous colubrids, namely the Hydrophinae and Elapinae. In Solenoglyphous snakes, primarily furrowed teeth are closed by fusion of the furrow during the embryological development. In all these recent snakes, furrowed teeth are restricted to the maxilla ; they are wanting on the premaxilla, on the palatal tooth series (palatine and pterygoid) and the dentary on the lower jaw. Boulenger's classic systematic arrangement of the snakes is mainly based, in the " higher " snake groups, on the absence or presence of such specialized furrowed or solenoglyphous teeth and on details of their place on the long or more or less shortened maxillary. This consideration led to the terms Opisthoglypha and Proteroglypha. In this latter case, however, more caudally placed maxillary teeth behind the anterior enlarged ones are found in several genera in both groups of Proteroglypha. It has been shown by many investigators of the cranial muscles, especially the muscles involved in the contraction of poison glands, that specific patterns are closely linked, and exclusively so, with the Proteroglypha and with the Solenoglypha. These patterns of muscular arrangements differ fundamentally and exclude the idea that the latter group could have developed from the former. On purely comparative osteological bases, Anthony could prove the " opisthodont " origin of the ancestral Solenoglypha. Unfortunately, the muscular patterns found so far in recent opisthoglyphs do not comply with this assumption. Anyhow, the muscular pattern seen without exception in Solenoglyphs shows their closer relationship with certain groups of aglyphous snakes (Sibynophinae, Amblycephalinae = Dipsadinae and Pareinae). But this fact shows only that no way leads from investigated *recent* opisthoglyphs to the solenoglyphous type. But, most probably, other early opisthoglyphous lines did exist, without a closer relationship with the recent genera.

The presence of furrowed teeth already in the, at least ophidian-related, two genera, as early as in the early Cenomanian, casts at least some doubt on Boulenger's idea of the assumed primitivity of the aglyphous stage of ophidian teeth, in spite of the fact that all recent snakes of groups more primitive than the Colubrids are aglyphous, as well as a very great number of genera belonging to this vast array of " higher " snakes. The primitivity of the " higher " snakes was mainly based on the more complex and certainly more primitive lower jaw, which contained more elements than the dentary and the " mixed "

posterior element, which is a fusion of the articular, angular, surangular and a dermal prearticular element. These elements are separate and also a splenial and coronoid are, as a rule, present in the more primitive groups (Typhlopids, Leptotyphlopids, Anilids and Booids). All these terms are used in the sense of ROMER's systematic arrangement. The upper cretaceous snake *Dinilysia* shows a comparable complex lower jaw. The early presence of furrowed teeth seems to reopen a way to ANTHONY's theory of an opisthodont origin of the Solenoglypha. Anyhow, the aglyphous state of the snakes per se does not prove their primitivity. Furrowed teeth seem to be of a much earlier age than assumed previously. We shall discuss these facts again after considering the role of furrowed teeth seen in the second genus from the Lower Cenomanian of Ein Jabrud in a separate publication.

Anyhow, furrowed teeth indicate also (indirectly) the presence of labial glands along them. No such glands are present in most recent squamate families (except Aganids and Iguanids). The recent Varanids, often considered as close relatives to an ancestral ophidian, never possess supralabial glands so generally seen in all recent snake families.

ON VERTEBRAE AND RIBS

In order to get a better idea about the details concerning vertebrae and their articulation with their neighbours and the ribs, fragment 3 (more than 7 vertebrae and ribs) was exposed to a treatment in 15 % acetic acid and as much matrix as possible had been removed dorsally and intercostally. A small section of vertebral centra was completely freed of matrix ventrally as well. In connection with this work, the following remarks will give more information about this area of more or less midbody vertebrae and ribs and their pachyostotic state.

Transverse section across the posterior breaking plane of the caudal-most vertebra of fragment 3 shows a break across the proximal part of the vertebra. The extremely thickening of the frame of the vertebra (more or less quadratic area of centrum) is startling indeed as well as the bluntness of 2 ventro-lateral processes. The hollow for the passage of the neural cord is very small and narrow, and bluntly pointed dorsally. The maximal width is not greater than 1/8 of the vertebral transverse diameter taken at mid-level of the centrum. This contrast between the plump T-section of the massive centrum and the narrowness of the neural canal is very striking and differs sharply from conditions in recent ophidians (e.g. *Python*). The treatment with acid shows clearly that the neural spines are in fact broken off and that my comparison with conditions seen in *Simoliophis* (NOPCSA and PIVETEAU) is not correct. No structure indicating a " preformed " fracture plane along a cartilaginous seam could be found — just a relatively smooth, or even irregular fracture plane across a very compact bone at the base of the (lost) neural spine. The pachyostotically transformed areas of both vertebrae and proximal parts of the ribs in this short area are clearly set off against " normal " parts of both, which retain a shiny and smooth surface. This state is, often quite suddenly, changed in the pachyostotically transformed areas, which show a rough surface, mainly in the sharply set off elliptical base of the neural spine. This rough surface shows densely set vascular channels entering

this particular bone area ; elsewhere, e.g., in the limiting valley between the body of the vertebra and the base of the neural arch, completely smooth bone is seen. In contrast with the rough surfaces on the dorsal side of the vertebrae, this elliptical base of the arch and the dorsal surface of the postzygapophysis (as well as the articular surfaces of the praezygapophysis), are smooth.

Similarly, a roughened longitudinal area is seen along the dorsal face of the proximal and much thickened areas of the ribs. Laterally (anteriorly and posteriorly) of this elongated dorsal field the ribs are completely smooth, also distally of the pachyostotic sector. These pachyostotic areas look like pathologically changed. The maximal costal thickening starts about 10 mm from the articulation with the vertebra, latero-ventrally from the root of the praezygapophyses ; also the postzygapophysis shows an articular prominence for the slightly concave rib articulation (clearly seen at the sharply bent right side of the specimen). The left side seems to show that the main articular contact takes place with the base of the praezygapophysis.

Two and a half vertebrae were freed of matrix ventrally. The vertebral main procoelous articulation is rather shallow. The centra are very flattened ventrally. More latero-dorsally one sees the ventrally slightly concave bases of the praezygapophysis which jut obliquely rostro-lateral.

In this view the rib articulates closer with the caudal contour of the praezygapophysis and seems to have one articulation only. The vertebral ventral face also shows the characteristic " rough " surface caused by piercing tiny blood vessels in great density, characteristic of pachyostotic areas. A zygosphene-zygantral articulation is clearly seen, at least in this short area. We give a detailed enlarged picture of the pachyostotic state seen at the dorsal and ventral vertebral and costal areas, in order to show the striking difference in their surface structure (fig. 7,8).

Acknowledgements

My thanks are due to the delicate work of preparation done by Mrs M. Rosenthal. The photographic work was executed by Mr A. Neev.

LITERATURE

Anthony, J., 1955. — Essai sur l'évolution anatomique de l'appareil venimeux des Ophidiens. *Ann. Sci. nat. Zool.* IIe série, **17** : 7-53.

Estes, R., T. H. Frazetta, & E. E. Williams, 1970. — Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Woodward. Part I : Cranial Morphology. *Bull. Mus. comp. zool., Harv.*, **140** (2) : 25-74.

Ginsburg, L., 1970. — Les reptiles fossiles. *In* : Grassé, Traité de Zoologie. T. XIV, fasc. 3.

Haas, G., — A Cretaceous Pleurodire Turtle from the surroundings of Jerusalem. *Israel J. Zool.*, **27** : 20-33.

— 1979. — On a new snakelike Reptile from the Lower Cenomanian of Ein Jabrud, near Jerusalem. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1**, section C, no 1 : 51-64.

HOFFSTETTER, R., 1955. — Squamates de type moderne. *in* : PIVETEAU, Traité de Paléontologie. Vol. V.

KOCHVA, E., 1978. — Oral glands of the Reptilia. *In* : GANS, Biology of the Reptilia. Vol. 8, Physiology B : 43-161.

MUELLER, A. H., 1966. — Lehrbuch der Paläozoologie, Bd. III, Vertebraten.

NOPCSA, F., 1923. — *Eidolosaurus* und *Pachyophis*, zwei neue Neocom-Reptilien. *Paläontolog.*, **65** (4) : 97-154.

— 1924. — Die *Simoliophis*-Reste. *Abh. bayer Akad. Wiss.*, **30** (4) : 1-27.

Manuscrit déposé le 25 janvier 1980.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section C, nº 2 : 105-163.

Les *Turbinolia* et *Sphenotrochus* (Scléractiniaires) du Lutétien de Grignon (Yvelines). Anatomie, développement ontogénique et microstructure squelettique

par Christian Chaix *

Résumé. — Première étude du développement ontogénique des Turbinolinae du Lutétien de Grignon : remise en cause des lois de Milne-Edwards et Haime (1848-51 et 1857-60) et tentative d'établissement d'une règle de développement commune à certains de ces Coraux.

Abstract. — First study of the ontogenetic development of the Turbinolinae from the Lutetian of Grignon : questioning of Milne-Edwards and Haime's laws (1848-51 and 1857-60) and attempt of laying down a rule of development common to some of these Corals.

Mots-clés : Coraux solitaires, Lutétien, développement ontogénique, Grignon.

Introduction

Ce travail constitue une mise à jour des connaissances actuelles concernant les *Turbinolia* et *Sphenotrochus* de l'Éocène moyen marin, communs au Bassin de Paris et aux autres bassins nordiques. Elle était indispensable si l'on tient compte de l'éparpillement des données concernant cette famille de Coraux (même si l'on ne s'intéresse qu'à un étage ou deux de la série stratigraphique) et de la nature fragmentaire de ces données. Les regrouper s'avérait donc nécessaire. Nous nous sommes toutefois limité aux bassins dans lesquels vivaient les mêmes espèces de *Turbinolia* et *Sphenotrochus* qu'à Grignon (Yvelines), point de départ de notre étude, ce qui représente déjà une bonne partie des bassins marins nordiques de l'Europe, dans lesquels le milieu de vie était le même que dans le Bassin de Paris.

Les descriptions de chacune des espèces étudiées ont déjà été effectuées plusieurs fois au cours des XIXe et XXe siècles, mais une révision s'avère indispensable, car les descriptions sont insuffisantes soit en raison de l'évolution du vocabulaire qui a rendu caduques les premières soit, pour les plus récentes, à cause du peu de temps ou d'intérêt consacré par les chercheurs aux Turbinolidae.

Pour cette révision, nous nous sommes entouré du maximum de garanties en matière d'observation, et en particulier l'usage du microscope électronique à balayage fut très pro-

* *Laboratoire de Paléontologie des Invertébrés, Tour 25, Université P. et M. Curie, 4, place Jussieu, 75005 Paris et Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris. Université Es-Senia, Institut des Sciences de la Terre et de Biologie, Département de Géologie, BP 16 Es-Senia, Oran (Algérie).*

fitable à cette étude, permettant d'établir des descriptions particulièrement fidèles aux échantillons observés. Pour chaque taxon, nous avons consacré une part importante de notre étude à la variabilité. Nous nous sommes également efforcé de bien différencier les genres et les espèces, la Paléontologie récente ayant eu trop tendance à faire abstraction de la notion d'espèce à cause de la mauvaise définition de celle-ci et de ses limites. La notion d'espèce, bien que comportant de nombreuses exceptions dans son application, doit être établie sur des critères de définition rigoureux d'ordre anatomique et biogéographique, et, secondairement à notre avis, sur des critères stratigraphiques.

La description de ces animaux ne serait pas complète sans un chapitre traitant de leur développement ontogénique, c'est-à-dire le mode d'insertion des côtes et des septes au fur et à mesure de la croissance du polypier. C'est un élément très important pour la connaissance détaillée des Scléractiniaires, qu'une quinzaine d'auteurs au total ont abordé : après la publication des lois de Milne-Edwards et Haime (1848) remises en cause dès 1871 par Schneider, Lacaze-Duthiers s'est intéressé au développement d'*Astroides calycularis* (1873), *Monomyces anthophyllum* (1894), trois espèces de *Caryophyllia*, *Balanophyllia regia*, et *Leptopsammia pruvoti* (1897). Dès 1872 Semper s'était intéressé au mode de mise en place des septes chez *Flabellum irregulare*. En 1888, Wilson étudie les premiers stades de développement de *Manicina areolata*. C'est à cette époque que von Koch entreprend ses recherches sur le développement ontogénique des Coraux, d'abord chez trois espèces de *Flabellum* (1888), puis chez deux espèces de *Caryophyllia* (1889, 1897). En 1892 on note les premières études sur le mode de mise en place des premiers septes chez les Turbinoliidae par Munier-Chalmas et, en 1893, Bourne étudie le développement ontogénique chez *Fungia*. En 1899, Gardiner étudie de la même manière le développement de *Cycloseris* et, en 1902, celui de *Flabellum rubrum*. Puis viennent les importants travaux de Duerden sur de nombreux genres de Coraux : *Favia*, *Manicina*, *Cladocora*, *Porites*, *Acropora*, *Phyllangia*, *Solenastrea* (1900 et 1902), *Isophyllia*, *Agaricia*, *Astrangia*, *Montastrea*, *Meandrina*, *Colpophyllia* (1902), *Siderastrea* (1902 et 1904). En 1913 Faurot publie une comparaison, nous semblant peu fondée, des premiers stades de développement chez *Turbinolia* et *Cyathaxonia* (Rugosa). En 1916 Mayor publie l'étude des premiers stades de développement d'*Agaricia fragilis*, puis en 1927 Ryder démontre, par l'étude de la mise en place des septes, qu'*Holocystis* n'est pas un Tétracoralliaire comme l'étude du seul calice pourrait le laisser croire. Il étudie également, de manière très sommaire, le développement ontogénique de *Sphenotrochus crispus*. En 1929 Boschma reprend l'étude ontogénique de *Manicina areolata* ; il faudra ensuite attendre 1947 pour voir Atoda entreprendre l'étude du développement ontogénique de nouveaux genres : *Pocillopora*, *Stylophora*, (1947), *Acropora*, *Galaxea*, *Seriatopora* (1951). Entre-temps, Abe (1937 et 1940) s'était intéressé à la croissance de *Fungia*. Il faut attendre 1959 pour obtenir les premières études sérieuses sur le développement des Turbinoliidae par Alloiteau reprenant les travaux de Massieux (1956) et Agerol (1957), non publiés. Ces travaux concernent deux espèces de *Turbinolia*, une espèce de *Caryophyllia*, *Thecocyathus* et *Deltocyathus*. Puis Cuif (1968 *b*) étudie de manière détaillée le développement ontogénique de cinq genres appartenant à la famille des Caryophyllidae : *Caryophyllia*, *Ceratocyathus*, *Ceratotrochus*, *Edwardsotrochus* et *Paracyathus*, appliquant la nouvelle méthode d'étude qu'il venait d'exposer (Cuif, 1968 *a*) et qui est directement à l'origine de celle utilisée ici. En 1975 il faisait connaître les premiers stades ontogéniques de deux genres d'une famille créée par lui, les Pachythecalidae (*Pachythecalis*, *Pachyden-*

dron). En 1974 Gilibert avait donné son interprétation du développement de *Turbinolia sulcata*, dans les derniers stades.

On se rend compte à la lecture de cette énumération que les Turbinoliidae ne sont pas parmi les Coraux les mieux connus au point de vue ontogénique, les premiers travaux (Munier-Chalmas, 1892 ; Faurot, 1913) renfermant des inexactitudes et les suivants (Ryder, 1927 ; Alloiteau, 1959) étant desservis par une méthode d'étude non encore mise au point.

L'étude du développement ontogénique des Coraux fossiles, de plus, est entravée par le phénomène de diagenèse. Celui-ci consiste en une recristallisation du squelette qui a pour conséquence de détruire tout ou partie des structures. En lame mince ce phénomène est particulièrement gênant et nécessite, pour y remédier, la mise au point d'une méthode d'étude appropriée.

Procédés techniques et méthodes d'études

Pour l'étude du développement ontogénique des Coraux, il y a trois possibilités :

1. La plus mauvaise consiste à prendre une série d'individus supposés de la même espèce, de taille progressivement croissante, et à observer les calices de chacun d'entre eux. C'est ainsi qu'ont procédé Milne-Edwards et Haime (1848, 1857) pour établir leurs lois sur la mise en place des septes. Cette méthode présente de sérieux inconvénients car non seulement les différents individus ne sont pas nécessairement à priori de la même espèce, mais en plus deux polypiers ayant exactement les mêmes dimensions ne sont pas toujours de même âge (la variabilité affectant ce groupe est bien connue), donc ne sont pas forcément arrivés à un point comparable de développement. Cette méthode n'a pratiquement pas été reprise.

2. Une solution meilleure mais encore imparfaite est celle adoptée par tous les paléontologues, appelée méthode des sections sériées. C'est Cuif (1968) qui a mis au point la technique la plus moderne et la plus efficace pour cette étude. Cette technique est relativement simple : on inclut l'animal à étudier dans de l'araldite, puis, à l'aide d'une rectifieuse dont le modèle a été décrit par Cuif (1968 *a*), on use successivement la surface de l'araldite toujours perpendiculairement à l'axe du polypier, ce qui est assez facile avec les Turbinoliidae, beaucoup moins avec certains Caryophyllidae (cf. Cuif, 1968 *b*). On observe naturellement à la loupe binoculaire après chaque usure, de préférence en mouillant la surface observée. On use de moins en moins la surface du polypier à mesure qu'on se rapproche de l'apex, l'essentiel des apparitions de septes se faisant au départ de la croissance, donc à la base du polypiérite. Lorsque le polypier est en calcaire assez tendre (c'est notamment le cas des Turbinoliidae), on peut user la surface à l'aide d'un tour, en veillant à être toujours parfaitement perpendiculaire à l'axe.

Lorsqu'une surface est jugée intéressante et caractéristique d'un stade de croissance du polypier, on procède à une réplique de surface et on photographie celle-ci. Cependant, ces répliques ne sont pas toujours possibles, c'est notamment le cas vers le haut du polypier, où le calice n'est pas noyé par les épaississements secondaires des septes (stéréome) ; les chambres interseptales étant alors creuses, on ne peut procéder à de telles répliques

qui exigent une surface parfaitement lisse et unie. On remédie à cet inconvénient par l'utilisation de la loupe binoculaire munie d'une chambre claire.

Pour obtenir une réplique correcte, on polit la surface à l'émeri puis à l'alumine, et on l'attaque à l'acide acétique dilué, ce qui provoque une usure différentielle des septes et du milieu calcitique environnant ; il ne reste plus qu'à rincer très délicatement et à plonger la surface dans l'acétone. Au bout d'un certain temps (variable selon les espèces), on applique la surface sur un carré de matière synthétique très fine, transparente et résistante (ex. Kodatrace). Celle-ci est attaquée par l'acétone (située sur la face usée) différemment au niveau des septes et de la calcite environnante, qui n'appliquent pas de la même manière sur le Kodatrace. Les répliques obtenues sont fidèles dans le moindre détail à la surface étudiée. Cependant ces répliques se racornissent très vite et il faut les presser rapidement et fermement entre deux lames de verre pour les observer et les photographier.

Cette méthode des sections sériées présente un défaut : la croissance du squelette d'un polypier n'est pas forcément égale et synchrone sur toute l'étendue du calice ; la surface isochrone de croissance des septes est rarement plane et, de plus, peut se modifier à chaque instant de la croissance selon les conditions offertes par le milieu extérieur. Chez *Turbinolia*, pourtant, les surfaces isochrones de croissance sont planes, ce qui se traduit par une surface calicinale à peu près plate, et la mise en évidence assez aisée des diverses polarités dans la mise en place des septes, ce qui n'est pas le cas chez *Sphenotrochus* : cette méthode des sections sériées est la seule utilisable par les paléontologues.

3. La troisième méthode, et de loin la meilleure, est malheureusement impossible à appliquer en Paléontologie : il s'agit tout simplement, comme l'a fait Lacaze-Duthiers (1873, 1894, 1897) et à sa suite Wilson (1888), Bourne (1893), von Koch (1897), Gardiner (1899, 1902), Duerden (1900, 1902, 1904), Mayor (1916), Boschma (1929), Abe (1937), Atoda (1947, 1951), d'observer l'animal *in vivo* en aquarium (ce qui est assez facile sur les côtes où ils vivent) depuis l'extrusion des larves jusqu'au développement complet de l'adulte (lorsque le polypier peut atteindre ce stade en aquarium). Seuls les résultats obtenus de cette manière sont absolument incontestables

Origine des espèces décrites

Les fossiles étudiés appartiennent à la collection de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Ils proviennent du Lutétien moyen de Grignon. Deux genres de Turbinoliidae sont représentés, différenciés de la manière suivante :

— Côtes lamellaires, columelle styliforme, polypier cunéiforme allongé : *Turbinolia* Lamarck, 1816.

— Côtes non lamellaires, columelle lamellaire, polypier comprimé : *Sphenotrochus* E. et H., 1848.

Ce sont deux genres de polypiers solitaires, libres, de petite taille, appartenant au sous-ordre des Caryophylliina, super-famille des Caryophylliicae, famille des Caryophylliidae, sous-famille des Turbinoliinae [1].

1. Pour la définition de ces catégories taxonomiques, consulter les traités généraux (Piveteau, 1952, Moore, 1956).

Un article de J. Le Renard (1974) précise quelles étaient les conditions et le milieu marin pendant le Lutétien dans cette région. Après l'émersion de la fin du Crétacé et l'érosion de la craie campanienne, l'histoire géologique est assez pauvre. La mer ne revient qu'au début du Lutétien, il y a 48 millions d'années. Il s'agit alors du fond d'un golfe qui s'ouvrait vers le nord et l'ouest (régions actuelles de la Manche, du nord de la France et de la Belgique). Au milieu du Lutétien la mer est calme, peu profonde (30 m d'après l'auteur), le fond est en pente douce et uniformément constitué d'une plage sous-marine sableuse formée d'une accumulation de débris calcaires et animaux. Le substrat était peu solide. L'étude des isotopes 13 C et 18 O des carbonates indique une température de l'eau voisine de 25°C. Cette eau était bien aérée par les vagues, ce qui favorisait l'utilisation du CO_2 atmosphérique pour la fabrication des carbonates. C'est dans ce biotope, par 30 m de fond, que vivaient les *Sphenotrochus* et *Turbinolia*. A la fin du Lutétien moyen il y a dessalure puis émersion. La mer revient au Lutétien supérieur, mais toujours dessalée, puis il y a émersion générale à la fin du Lutétien.

I. Genre **TURBINOLIA** Lamarck, 1816

1816 — *Turbinolia* pp. Lamarck : 229.
1828 — *Turbinolia* Fleming : 509.
1828 — *Turbinolia* pp. Morren : 51.
1834 — *Turbinolia* Ehrenberg : 53.
1836 — *Turbinolia* pp. Milne-Edwards et Haime *in* Lamarck : 359.
1848 — *Turbinolia* Milne-Edwards et Haime : 235.

Depuis cette dernière date, la définition du genre n'a pas varié.

Espèce-type : *Turbinolia sulcata* Lamarck, 1816.

Description du genre *Turbinolia* par Milne-Edwards et Haime (1848)

On peut considérer que cette description est l'originale et donc la première valable pour ce genre, car les auteurs précédents avaient rangé dans le genre *Turbinolia* des espèces appartenant à des genres, des familles et même des sous-ordres, très éloignés les uns des autres. Milne-Edwards et Haime ont donc ordonné la classification en morcelant ce genre pour ne conserver dans le genre *Turbinolia* que les espèces vérifiant la description suivante :

« Polypier simple, libre, sans trace d'adhérence et conique.

« Côtes lamellaires, droites, partout très saillantes, mais principalement à la base, à bord entier. Chaque sillon intercostal présente une double série de très petites fossettes entamant un peu la muraille, et qui terminent des cannelures [1] horizontales sur les faces latérales des côtes. — Calice régulièrement circulaire. — Columelle essentielle [2], styliforme. Six systèmes cloisonnaires. — Cloisons débordantes, arrondies en haut, à bord interne légèrement concave. Celles du dernier cycle courbées vers leurs voisines des ordres supérieurs, auxquelles elles se soudent.

« Ce genre a pour type le *Turbinolia sulcata*, le plus exactement turbiné et un des plus anciennement connus parmi les polypiers simples et libres qui constituaient les *Turbinolia* de Lamarck.

1. C'est le terme employé par Milne-Edwards et Haime.
2. C'est également le propre qualificatif donné par les auteurs.

« Les Turbinoliens qui viennent se ranger près de ce type se ressemblent beaucoup entre eux et comme ils sont tous de très petite taille, il faut un peu d'attention pour les distinguer. Au contraire, le petit groupe qu'ils composent se sépare très nettement de tous les autres par sa forme conique et sa columelle styliforme. Ce dernier caractère ne se retrouve pas ailleurs dans la famille.

« Le genre *Turbinolia* ainsi restreint n'est connu jusqu'à présent qu'à l'état fossile. On le rencontre seulement dans le terrain éocène : dans le calcaire grossier des environs de Paris, dans l'argile de Londres, et dans l'Alabama. »

Étude des espèces

Clé de détermination des trois espèces de *Turbinolia* du Lutétien de Grignon (et de l'Éocène du Bassin de Paris)

— 24 costo-septes répartis en 3 cycles................ *Turbinolia sulcata* Lamarck, 1816.

— 40 costo-septes répartis en 4 cycles :

+ Côtes très saillantes à section losangique à leur extrémité.........................
Turbinolia costata M.-E. et H., 1848.

+ Côtes peu saillantes à section linéaire à leur extrémité.. *Turbinolia dispar* Defrance, 1828.

Turbinolia sulcata Lk.

1810 — Turbinolite deuxième grandeur : Cuvier et Brongniart, pl. II fig. 3.
1816 — *Turbinolia sulcata* Lamarck : 231.

Depuis cette date, le terme *Turbinolia sulcata* n'est plus discuté. Cependant il a, au moins au départ, recouvert plusieurs espèces plus ou moins voisines.

Turbinolia costata M. E. et H.

1848 — *Turbinolia costata* Milne-Edwards et Haime, II : 239, pl. VII fig. 1-1a.
1974 — *Turbinolia dispar* p.p. Glibert.

Le terme *Turbinolia costata* n'a jamais été discuté depuis sa création par Milne-Edwards et Haime en 1848. C'est à tort, à mon avis, que Glibert inclut cette espèce dans le *Turbinolia dispar* Defrance. Les différences spécifiques sont en effet nombreuses entre les deux espèces.

Turbinolia dispar Defr.

1828 — *Turbinolia dispar* Defrance : 93.

Cette espèce n'a jamais été discutée malgré une définition très succincte comportant des erreurs d'observation.

Les espèces *Turbinolia sulcata* et *Turbinolia dispar* ont été très mal définies au départ, contrairement à *Turbinolia costata*. D'une manière générale, les descriptions de Milne-Edwards et Haime sont les premières, dans l'histoire de la description des Coraux, à pouvoir être prises en considération.

Les spécimens-types de *Turbinolia sulcata* et *Turbinolia costata* provenaient du Lutétien de Grignon mais ils sont perdus. Par contre, le type de *Turbinolia dispar* provient du

Lutétien de Beynes. L'holotype est l'échantillon représenté pl. V fig. 9 par Alloiteau (1950). Il y avait 23 exemplaires dans la collection Defrance conservée à la Faculté de Caen (Laboratoire de Géologie) à l'époque des travaux d'Alloiteau.

Le matériel sur lequel porte notre étude fait partie des collections du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris. Tous les échantillons proviennent du Lutétien moyen de Grignon (Yvelines) et se répartissent comme suit : 36 échantillons de *Turbinolia sulcata* Lk, 10 échantillons de *Turbinolia costata* M.-E. et H., et 5 échantillons de *Turbinolia dispar* Defr.

Comparaison des trois espèces d'après leur diagnose

Polypiers solitaires, trochoïdes, possédant 24 septes (*T. sulcata*), 40 septes (*T. costata* et *T. dispar*), et deux fois plus de côtes que de septes, les côtes supplémentaires se trouvant entre les septes à l'extérieur de la muraille au niveau du calice et étant pour cette raison appelées côtes interseptales. Sillons intercostaux très marqués et perforés sur toute leur hauteur. Columelle styliforme cylindrique (*T. sulcata*) ou plus ou moins comprimée. Les côtes sont très saillantes, sauf chez *T. dispar*. Les pores intercostaux sont séparés par des barres qui remontent plus ou moins le long des côtes, donnant à celles-ci un aspect plus ou moins ondulé.

Mensurations (en mm) des échantillons étudiés

Espèce	H	D	L. de la columelle	l. de la columelle	l/L	Ép. S_1	Ép. S_2	Ép. S_3	Ép. S_4
T. sulcata	4,5	1,8	0,2	0,2	1	0,1	0,1	0,09	
	5,6	2,6	0,2	0,2	1	0,16	0,16	0,1	
	7,5	3,9	0,4	0,4	1	0,16	0,16	0,1	
	8,8	4,3	0,45	0,45	1	0,2	0,2	0,15	
T. costata	6,1	4,8	0,95	0,35	0,36	0,1	0,1	0,1	0,1
	7	4,1	1,2	0,7	0,58	0,1	0,1	0,05	0,05
	7,5	6	1,2	0,7	0,58	0,1	0,1	0,1	0,07
	9,8	6	1,3	0,6	0,49	0,15	0,1	0,1	0,07
T. dispar	6,8	3,9	0,7	0,5	0,71	0,05	0,05	0,05	0,05
	8,7	5,7	1,2	0,7	0,58	0,1	0,1	0,1	0,05
	8,8	4,8	1,2	0,6	0,5	0,2	0,15	0,15	0,1
	8,9	5,2	1,1	0,7	0,63	0,2	0,2	0,2	0,2
	9,8	6,8	1,3	1,1	0,84	0,2	0,2	0,2	0,1

H : hauteur ; D : diamètre ; L : longueur ; l : largeur ; Ép. : épaisseur (milieu du septe).

Description des échantillons étudiés

La description porte sur l'ensemble des échantillons étudiés.

Polypiers solitaires, libres (aucune trace de point d'attache), trochoïdes (angle apical d'environ 20 à 30°), non comprimés (pl. I, 1, 2, 3).

Chez *Turbinolia sulcata*, 24 costo-septes répartis en trois cycles complets (6 S1 + 6 S2 + 12 S3) bien distincts ; on observe également un 4ᵉ cycle incomplet constitué uniquement par 24 côtes sans septes correspondants, visibles seulement près du calice (pl. I, 1 et 3). Les septes du 2ᵉ cycle rejoignent la columelle assez haut en formant une étoile à six branches (pl. I, 3). Les septes du 1ᵉʳ cycle rejoignent également la columelle mais plus bas. Les septes du 3ᵉ cycle rejoignent les septes du 2ᵉ cycle aux 3/4 de la longueur de ceux-ci (pl. I, 3).

Chez *Turbinolia costata* et *Turbinolia dispar*, le 4ᵉ cycle est en grande partie complété par les septes manquant chez *T. sulcata*. On observe au total 40 costo-septes, le 4ᵉ cycle étant malgré tout incomplet (16 S4), car deux systèmes en sont dépourvus, ce qui rompt la symétrie hexaradiaire initiale, fait encore accentué chez *T. dispar* où dans un seul de ces deux systèmes les S3 rejoignent leur S2 correspondant. On observe chez ces deux espèces un 5ᵉ cycle formé de côtes interseptales visibles seulement près du calice et de taille plus ou moins grande. On observe ou non des minuscules septes leur correspondant (pl. I, 4 ; VIII, 4). Dans les quatre systèmes complets, les septes des trois premiers cycles atteignent la columelle tandis que les septes du 4ᵉ cycle rejoignent ceux du 3ᵉ cycle à la moitié de leur longueur. Dans les deux systèmes incomplets, les septes des deux premiers cycles rejoignent la columelle et les septes du 3ᵉ cycle rejoignent ou non les septes du 2ᵉ cycle. Presque toutes les faces calicinales sont plus ou moins cassées, cependant il est possible d'affirmer, au moins pour *T. dispar*, que les septes s'élevaient au-dessus de la columelle (pl. II, 1).

Vingt-quatre (*T. sulcata*) ou 40 côtes (*T. costata* et *dispar*) prolongent les septes à l'extérieur de la muraille et 24 ou 40 côtes interseptales, situées à mi-distance entre les autres, apparaissent peu avant le bord calicinal. Ces côtes sont peut-être en avance sur la croissance de futurs septes correspondants n'ayant pas eu le temps de croître, les autres côtes naissant toutes avant le septe correspondant (pl. I, 3 et les différentes étapes du développement ontogénique).

Toutes les côtes sont identiques, minces et exsertes (*T. sulcata* et *T. costata*) ou au contraire fort peu saillantes (*T. dispar*). Le tableau suivant nous montre que chez les trois espèces étudiées, les côtes sont de moins en moins saillantes au fur et à mesure du développement ontogénique.

Espèce	ø total hors côtes/ ø calice (à la base)	ø total hors côtes/ ø calice (au sommet)
T. sulcata	65/15 = 4,33	65/42 = 1,54
T. costata	3,30	1,30
T. dispar	7,14	1,22

Les côtes correspondant aux septes des deux premiers cycles naissent pratiquement en même temps à la base du polypier, alors que celles des 3ᵉ et 4ᵉ cycles apparaissent à des hauteurs échelonnées, sans discontinuité majeure, et selon des modalités très variables.

Chez *T. sulcata* et *T. costata* les côtes sont fines et arrondies à leur bord externe (losangiques chez *T. costata*), très faiblement ornementées, mais ondulées superficiellement et transversalement sur toute leur hauteur. Ces « ondulations » s'étendent d'un costo-septe

à l'autre par l'intermédiaire de sortes de traverses séparant des pores muraux arrondis, alignés d'abord en une seule file à la base du polypier (jusqu'à l'apparition des côtes du 3e cycle), puis en deux files parallèles le long des côtes dans la partie supérieure du polypier (pl. II, 2).

Chez *T. dispar* les côtes sont de section beaucoup plus fine, surtout vers le calice, et l'apparition des côtes du 3e puis du 4e cycle provoque un amincissement des côtes des deux premiers cycles, comme l'ont vu Milne-Edwards et Haime (1848) et Glibert (1974). Cependant, les côtes ne bifurquent jamais l'une de l'autre, contrairement à ce qu'indique Alloiteau (1950). Les côtes sont très peu ondulées sur leurs faces latérales car les traverses s'estompent assez rapidement sur les faces costales. Les pores intercostaux qu'elles séparent tendent à alterner d'une file à l'autre (pl. II, 3, 4 : III, 1).

Du point de vue microstructural, les septes présentent en section transversale une ligne sombre centrale formée par les centres de calcification, ainsi que des couches d'accroissement périphériques. Entre la ligne sombre et ces couches d'accroissement, par suite d'une forte recristallisation, il n'est plus possible de discerner la microstructure (pl. III, 2).

La microstructure des côtes se présente sous deux aspects.

Chez *T. sulcata* les côtes montrent en section transversale un amas de centres de calcification à la hauteur de la muraille, amas de taille proportionnelle à l'état de développement de la côte (réduit à un centre à la naissance de la côte, cf. pl. III, 3), et des fibro-cristaux rayonnant autour de ce paquet de centres. On observe des centres de calcification de plus en plus épars en allant de la muraille vers l'arête de la côte. En fait, tout se passe comme si, à la base, il n'y avait qu'une seule trabécule à l'origine de la côte, montrant en coupe transversale un centre de calcification entouré de fibro-cristaux (soit un sclérodermite), et qu'au cours du développement cette trabécule se ramifiait en un certain nombre de trabécules secondaires simples ou complexes présentant, à un stade poussé du développement, en coupe transversale, l'aspect évoqué ci-dessus. Les trabécules étant coupées de plus en plus obliquement sur leur axe à mesure que l'on se dirige vers l'extérieur de la côte, on voit les centres de calcification de plus en plus épars (car alors l'intersection des trabécules par le plan de coupe devient de plus en plus hasardeuse vers l'extérieur) ; par contre, les fibro-cristaux occupant une largeur beaucoup plus importante et étant dirigés dans toutes les directions de l'espace, sont toujours recoupés par le plan de coupe, de plus en plus suivant leurs grands axes, ce qui les fait apparaître de plus en plus longs, vers l'extérieur. Ce modèle explique entre autres la forme crénelée de l'arête des côtes (qui se voit pl. III, 4 sur l'arête de la côte interseptale non ondulée, le sommet des autres côtes étant masqué par les ondulations transversales), les trabécules étant d'abord subverticales (donnant en coupe le paquet de centres) puis s'incurvant jusqu'à l'horizontale à l'extérieur de la côte (on ne voit plus dans ce cas en coupe que les fibro-cristaux, sauf naturellement si le plan de coupe passe par l'axe de la trabécule). Cette observation avait déjà été faite par Barta-Calmus (1973).

Chez *Turbinolia costata*, on observe en section transversale une ligne sombre centrale (pl. IV, 1). Les fibro-cristaux forment un bouquet divergeant à partir de l'axe central vers le pourtour de la côte (pl. IV, 1 et 2), l'aspect donné en section transversale est identique à celui donné par une section longitudinale de costo-septe, la ligne sombre visible ici peut être comparée à la ligne de divergence observée le long d'un costo-septe. La ressemblance n'est pas fortuite : dans les deux cas la ligne centrale, plus sombre que le reste au microscope polarisant, est composée des points de sectionnement des trabécules, celles-ci étant incur-

vées dans un sens pour former les costo-septes, et dans un sens perpendiculaire pour former la muraille. Chez cette espèce, les trabécules costales ne semblent pas s'incurver de plus en plus vers l'extérieur comme chez *T. sulcata*. En effet, le plan de coupe ne traverse pas un paquet de centres vers la base puis de moins en moins vers l'extérieur, mais recoupe toutes les trabécules alignées suivant un angle peu différent d'une trabécule à l'autre. La disposition des trabécules costales semble être légèrement en éventail, c'est-à-dire faire un angle de plus en plus fort avec la verticale de l'intérieur vers l'extérieur de la côte (pl. IV, 1).

Chez *T. dispar*, côtes et septes sont trop recristallisés pour permettre des observations convenables.

Les septes n'étant pas apparus, on observe cependant des côtes en section transversale. Cela est dû à l'existence pour une même côte de trabécules croissant en direction du substrat et de trabécules à croissance identique à celle des septes, avec tous les intermédiaires ; ainsi la côte croît en même temps vers le haut et le bas, et cela dès l'apparition du septe, donc on la voit, à l'observation, à un niveau inférieur au point d'apparition des septes, ce qui se retrouve dans les sections transversales (cf. développement ontogénique).

On observe également très nettement les zones d'accroissement des côtes, perpendiculaires à leur direction de croissance qui n'était ni régulière ni permanente (pl. IV, 2). Ces zones d'accroissement permettent peut-être de connaître la durée de vie des animaux, si les stries principales indiquent les années et les stries secondaires (entre deux stries principales), les saisons (peut-être encore marquées à la faible profondeur à laquelle vivaient ces animaux), ou bien les jours, encore plus ressentis que les saisons à cette profondeur et provoquant des stries journalières, donc plus nombreuses que les saisonnières.

Ces trois espèces possèdent une symétrie bilatérale (pl. I, 3). Elle est doublée d'une symétrie hexaradiaire qui, si elle est bien visible chez *T. sulcata*, est secondairement masquée chez les deux autres espèces où l'on note l'absence d'une ou plusieurs paires de septes du 4e cycle (pl. I, 4 ; II, 1).

Bord distal des septes subinerme (pl. I, 1). Bord interne des septes simple et rejoignant la columelle, sauf pour les septes du dernier cycle qui rejoignent les septes du cycle précédent (pl. I, 3).

Faces latérales des septes couvertes de granules spiniformes plus ou moins grands, disposés en rangées parallèles au bord distal, bien distinctes contrairement à l'opinion de Milne-Edwards et Haime (1848), et non en files comme le pensent Barta-Calmus (1973) et Glibert (1974) (pl. I, 1, 2, 3 ; IV, 3).

Du point de vue microstructural la ligne sombre des centres de calcification s'infléchit, en coupe transversale, vers le granule, et il y a peut-être un rapport de cause à effet entre cet infléchissement de la ligne sombre et l'existence du granule, d'autant que les lignes sombres sont partout ailleurs rectilignes. Les rangées de granules sont parallèles au bord distal à cause de la disposition des trabécules décrite ci-dessus. Il semble normal qu'en conséquence le bord distal soit subinerme (pl. III, 2).

La columelle varie selon les espèces. Chez *T. sulcata* et *T. dispar*, elle est styliforme, légèrement comprimée chez cette dernière espèce. Chez *T. sulcata*, sa pointe arrive au niveau du bord distal des septes, mais elle reste bien moins haute chez *T. dispar*. De toute manière, chez ces deux espèces, les septes remontent légèrement avant de se souder à la columelle qui est parfaitement lisse dans les deux cas, contrairement à l'opinion de Glibert (1974)

qui indique la columelle de *T. dispar* comme étant granuleuse. Il arrive que la columelle de *T. sulcata* soit plus ou moins granuleuse (pl. I, 1, 2, 3 ; IV, 4 ; V, 1).

Chez *T. costata* la columelle est aplatie, sublamellaire (pl. VI, 2), mais on ne peut savoir à quelle hauteur parvient sa partie apicale par rapport aux septes puisque le bord de ceux-ci est cassé. On peut suivre, sur la surface de la columelle, la trace des trabécules septales la constituant par la présence d'alignements de granules parallèles les uns aux autres, correspondant très nettement aux prolongements des septes dans la columelle. Ces alignements de granules se produisent d'ailleurs sur des épaississements localisés de la columelle, prouvant nettement la continuation des septes le long de celle-ci.

Au point de vue de la microstructure, la columelle a en section transversale une structure analogue à celle des septes, avec une ligne sombre centrale présentant des infléchissements (pl. V, 3). On devine plus qu'on ne voit les prolongements trabéculaires des septes dans la columelle, noyés dans des épaississements de sclérenchyme plus ou moins importants qui tendent à arrondir celle-ci. Il n'y a aucune différence à ce point de vue entre les columelles styliformes (*T. sulcata*, *T. dispar*) et lamellaires (*T. costata*) : seule l'importance des épaississements de sclérenchyme varie, ce qui avait déjà été observé par FILLIOZAT (1914), et sera amplement confirmé lors de l'étude des *Sphenotrochus* (cf. plus loin).

Bien que les photos ne le rendent pas nettement (pl. V, 4), la muraille est de constitution trabéculaire ; ces trabécules sont issues des septes voisins, et subnormales à ceux-ci. Sur certaines photos de répliques (cf. développement ontogénique) on voit très bien au centre de la lame murale une ligne sombre de centres de calcification qui représente les sections des trabécules issues des septes voisins, évidemment seulement au niveau des traverses qui joignent les costo-septes. Il ne semble donc pas que l'on ait affaire à des pseudo-synapticules, comme le pensait ALLOITEAU (1950). Les pores muraux, à la base complètement obturés secondairement par du sclérenchyme, le sont de moins en moins à mesure que l'on remonte vers le calice, et plus du tout vers le bord calicinal. Ce sclérenchyme a pu être déposé par l'exosarque du polype, aux divers stades de croissance, et l'âge affaiblissant l'animal lui faisait perdre la faculté de sécréter le sclérenchyme nécessaire à l'obstruction des pores. De toute manière, chaque pore peut être considéré comme le témoin d'un stade de croissance, et l'étude de leur répartition de la base au calice (ou de celle des « barres » qui les encadrent) indique le mode de croissance de l'animal. Il est donc intéressant de noter la fréquence des pores muraux, ou plutôt leur densité et sa variation. A la base du polypier de *T. sulcata* (pl. II, 2), il est facile de calculer qu'il existe 12 barreaux par millimètre, disposés régulièrement. Dans la partie supérieure (pl. III, 4), on n'observe plus que 10 barreaux par millimètre, disposés aussi régulièrement. Il y a donc freinage de la vitesse de croissance entre la naissance et la mort du polypier, à condition d'admettre que l'intervalle de temps séparant la fabrication des « barres » reste le même. Chez *T. costata*, on passe de 16 barreaux par millimètre à la base à entre 6 et 10 barres par millimètre au niveau du calice. Les pores semblent plus irréguliers que chez *T. sulcata*. Chez *T. dispar* on note 8 barres par millimètre à la partie supérieure, et ils sont invisibles à la partie inférieure.

Absence de pali, d'épithèque, d'endothèque et de synapticules.

Répartition stratigraphique et géographique

Nous indiquons ci-dessous les différents étages[1] dans lesquels on été rencontrées les espèces étudiées, avec pour chacune d'elles les départements dans lesquels on les trouve. L'énumération des localités, outre son aspect fastidieux, ne semble guère utile, les gisements pouvant avoir varié entre 1810 (date des premières récoltes) et aujourd'hui.

France

Bartonien	Marinésien	*T. sulcata* (Val d'Oise, Oise), *T. dispar* (Val d'Oise).
	Auversien	*T. sulcata* (Val d'Oise, Oise, Aisne, Seine-et-Marne), *T. dispar* (Val d'Oise, Oise).
Lutétien		*T. sulcata* (Yvelines, Essonne, Hauts-de-Seine, Val de Marne, Val d'Oise, Eure, Oise, Seine-et-Marne, Marne, Aisne, Manche, Loire-Atlantique, Hautes-Alpes). *T. costata* (Yvelines, Oise). *T. dispar* (Yvelines, Eure, Oise, Manche, Loire-Atlantique).
Cuisien supérieur B (niveau d'Hérouval)		*T. sulcata* (Oise).

Grande-Bretagne

Éocène moyen	Middle and Upper Bracklesham Beds	*T. sulcata* (Bracklesham Bay).

Belgique

Bartonien	Assien (Auversien + Marinésien)	*T. sulcata* (banlieue de Bruxelles).
	Wemmelien (Lutétien supérieur)	*T. sulcata* (Wemmel).
Lutétien	Lédien (Lutétien moyen)	*T. dispar* (Flandre orientale).
	Bruxellien (Lutétien inférieur)	*T. sulcata* (Bruxelles et sa banlieue, Brabant, Flandre).
Yprésien = Panisélien		*T. sulcata* (Renaix)

Italie

Lutétien		*T. sulcata* (Frioul)

Insertion septale chez *Turbinolia*

Celle-ci avait déjà été étudiée par Massieux (1956) chez *T. sulcata* et *T. dispar*. Nous avons étendu cette étude à *T. costata* et il est maintenant possible d'effectuer la synthèse des sections obtenues sur les trois espèces (certains stades n'ayant pu être obtenus que sur une seule des trois espèces) et de comprendre ainsi le mode de mise en place des septes chez *Turbinolia*.

1. L'explication de ces répartitions a été fournie dans notre étude sur la paléoécologie des *Turbinolia* et *Sphenotrochus* (Chaix, 1979).

A l'extrême base, les sections ne montrent que des côtes, sans septes correspondants (le calice n'existe pas encore), au nombre de 2, puis 4, puis 12. Massieux (1956) a donné une très bonne explication de ce phénomène : il est dû à la croissance des côtes à la fois vers le haut et vers le bas à partir du point d'apparition du calice (pl. VI, 1).

Une fois le calice apparu, on note la mise en place de deux septes diamétralement opposés qui semblent n'en être qu'un seul car leurs bords internes se rejoignent, ce qui introduit la symétrie bilatérale chez ces Coraux. Les paires de septes apparaissant ensuite naîtront de part et d'autre de ce plan de symétrie bilatérale. Ces deux premiers septes du 1er cycle (2 S1) se rejoignent au centre du calice pour former la columelle (pl. VII, 2).

Un peu plus haut, mise en place d'une 2e paire de S1 du côté que l'on pourrait qualifier de « ventral » si l'on connaissait le mode de mise en place des mésentéries et tentacules chez *Turbinolia* (rappelons que le terme « ventral » a été défini par Lacaze-Duthiers en 1872 comme étant le pôle de l'animal où apparaît la 1re paire de mésentéries).

Puis se mettent en place les deux derniers S1, le 1er sur la « droite » du calice (pl. VI, 3), le 2e sur la « gauche » (pl. VI, 4). Le 1er cycle est alors complet. Il y a une grande différence entre les deux premiers S1 et les quatre suivants, qui rejoignent une columelle apparue sur et à partir des bords internes des deux premiers qui ont fusionné avant de se redresser à la verticale, comme l'avait déjà vu Filliozat (1914). Le calice à ce stade est délimité en six systèmes, comme le font remarquer Milne-Edwards et Haime (1848) et non en dix comme le croit Alloiteau (1950) : ce n'est pas le caractère plus ou moins exsert d'un septe qui le fait attribuer à un cycle donné, mais sa période de mise en place.

Plus haut encore, mise en place des septes du 2e cycle, entre ceux du 1er cycle, avec une polarité que l'on peut qualifier de « ventro-dorsale » (selon le schéma proposé par Duerden en 1900, les termes dorsal et ventral étant utilisés ici avec les réserves émises plus haut). C'est ainsi que l'on voit d'abord quatre S2 « ventraux » se mettre en place (pl. VI, 5), puis les S2 du côté « dorsal » (pl. VI, 8). Comme on peut le voir sur cette photo, les S2 ne rejoignent pas tout de suite la columelle. Dans un stade intermédiaire les derniers S2 apparus ne rejoignent pas la columelle (pl. VII, 1). Par la suite tous les S2 rejoignent le centre (pl. VII, 2). Il y a six S2 et non dix comme l'indiquait Alloiteau (1950), beaucoup plus régulièrement disposés que Massieux (1956) et Alloiteau (1959) ne l'ont figuré. Alors que du côté « dorsal » les S2 atteignent à peine la columelle, on aperçoit déjà du côté « ventral » les amorces de la 1re paire de couples de septes du 3e cycle.

Un peu plus haut, mise en place de la 1re paire de couples de septes du 3e cycle, chaque couple de S3 rejoignant un septe du 2e cycle (et non du 1er cycle comme ont pu le penser Milne-Edwards et Haime, 1848 ; Barta-Calmus, 1973 ; et Glibert, 1974), d'abord près de la muraille puis de plus en plus près de la columelle, au fur et à mesure que les S3 s'allongent (pl. VII, 3). Dès leur point de départ les septes du 3e cycle croissent par couples et sont joints à un septe du 2e cycle, un par couple de S3. A ce stade on observe seize septes. On va voir que les septes du 3e cycle se mettent en place suivant un gradient à partir du côté « ventral », et ceux qui viennent d'apparaître l'ont fait vers ce pôle du calice.

Sur une coupe effectuée un peu plus haut, on note que le septe situé du côté « ventral » du 4e couple de S3 est en place ; le septe identique du côté « dorsal » semble se mettre en place un peu plus tardivement (pl. VII, 4).

Un peu plus haut, la 2e paire de couples de septes du 3e cycle est complète, et les S3 la composant rejoignent les S2 perpendiculaires aux S1 initiaux et directeurs. On se dirige

donc tout doucement, en ce qui concerne l'apparition des S3, du côté « ventral » vers le côté « dorsal » (pl. VIII, 1).

Encore un peu plus haut se met en place la dernière paire de couples de S3, et chaque couple de S3 rejoint un S2 (pl. VIII, 2). C'est le dernier stade concernant *T. sulcata*. Vers le haut du polypier, chez cette espèce, apparaissent ensuite 24 côtes interseptales, tout près du calice. Je n'ai jamais rencontré de polypier de cette espèce dont les septes du 3e cycle seraient détachés de leur S2 comme le représente Alloiteau (1959). Peut-être les échantillons observés par Alloiteau appartiennent-ils à l'espèce *T. vaugheni* Filliozat, 1914, espèce ressemblant fortement à *T. sulcata* mais dont les septes du 3e cycle ne rejoignent pas ceux du 2e cycle. On peut également observer que chaque demi-système du calice possède deux couples de S3, contrairement à l'opinion de Milne-Edwards (1848). Dernière observation : sur les 24 septes apparus à ce stade, il y en a 12 du 3e cycle et non 20 comme l'indiquait Alloiteau (1950).

Ni Massieux (1956), ni Alloiteau (1959) n'indiquent ce qui se passe chez *T. costata* et *T. dispar* entre les stades 24 et 40 septes. Voici les observations complémentaires que l'on peut ajouter à leurs travaux :

— Chez *T. costata* les douze premiers septes du 4e cycle se mettent en place entre 1,6 mm et 1,65 mm de hauteur, c'est-à-dire très rapidement, presque tous ensemble. Cela porte le nombre de septes à 36. Comme pour les S3, ces S4 se sont mis en place suivant une polarité « ventro-dorsale » : trois paires de couples de S4 sont apparues, chaque couple de part et d'autre d'un S3. Trois de ces couples rejoignent d'ailleurs ce S3 (pl. VIII, 3).

— De 1,65 mm à 2,3 mm de hauteur, mise en place des quatre derniers S4 suivant le même principe que les S3 et les premiers S4 (pl. VIII, 4), ce qui porte le nombre de septes à 40, chiffre qui ne sera dépassé ni chez cette espèce, ni chez *T. dispar*. On observe donc que la symétrie hexaradiaire, présente dans tous les stades de développement chez *Turbinolia*, disparaît dans les derniers stades chez *T. costata* et *T. dispar* car les dernières paires de S4 ne sont pas apparues. Ce phénomène est général chez ces deux espèces, car aucun individu n'a été observé avec plus de 40 septes. Cela ne fait que masquer une symétrie générale évidente d'ordre six.

Conclusions

A la lecture des résultats de l'étude ontogénique du genre *Turbinolia*, on distingue mieux combien est mal fondée la division fondamentale entre les Coraux du Paléozoïque et ceux du Mésozoïque et du Cénozoïque.

En effet, par delà les différences, certes importantes, existant dans la mise en place de l'appareil septal (entre autres la disposition des septes lors de leur mise en place ou le rythme de mise en place de ceux-ci), il reste des caractères généraux que l'on retrouve communs aux deux groupes, et qui sont essentiels :

— bilatéralité fondamentale dans la mise en place des septes présente dès le plus jeune âge du polypier, comme en témoigne la mise en place chez les Rugosa et certains Scleractinia (*Thecocyathus*, *Pachydendron*, *Turbinolia*) d'un axial-septum comme stade initial de la formation du squelette ;

— insertion des septes toujours successive, jamais parfaitement cyclique chez les Scléractiniaires comme l'ont cru Milne-Edwards et Haime (1848) ; de nombreux auteurs, cités plus haut, avaient d'ailleurs déjà battu en brèche leur théorie ; nous en avons ici un nouvel exemple : ni les septes du 1er cycle, ni ceux du 2e cycle, ni les suivants, ne se mettent en place tous ensemble comme l'ont cru ces auteurs ;

— polarité ventro-dorsale dans la mise en place des septes chez les deux groupes, les termes « ventral » et « dorsal » étant aussi hypothétiques dans les deux groupes, la mise en place des mésentéries et tentacules ne pouvant, et pour cause, être connue chez aucun Corail fossile.

Tous ces éléments donnent cependant l'impression que l'insertion septale suit de près la mise en place des mésentéries telle que l'a figurée Duerden en 1900.

Bien entendu, il reste beaucoup à faire dans le domaine de l'étude du développement ontogénique des Coraux, mais les caractères communs aux deux groupes, énoncés ci-dessus, sont des bases auxquelles on pourra confronter les études postérieures sur l'insertion septale des Coraux, qu'ils soient paléozoïques ou postpaléozoïques.

C'est ce que nous nous proposons, dans un premier temps, de faire avec l'étude du genre *Sphenotrochus*.

II. Genre **SPHENOTROCHUS** Milne-Edwards et Haime, 1848

1848 — *Sphenotrochus* Milne-Edwards et Haime : 240.

Depuis cette date, la définition du genre n'a pas varié. Avant 1848, les espèces réunies dans le genre *Sphenotrochus* par Milne-Edwards et Haime étaient rangées dans le genre *Turbinolia*, qui était un genre polyphylétique.

Espèce-type : *Sphenotrochus crispus* (Lamarck, 1816).

Description originale du genre *Sphenotrochus* par Milne-Edwards et Haime (1848)

Elle est assez précise et juste, en tout cas suffisante pour caractériser le genre *Sphenotrochus* :

« Polypier simple, libre et sans trace d'adhérence ; droit et cunéiforme. Côtes larges, médiocrement saillantes, souvent crépues, ordinairement bien distinctes dès la base, quelquefois remplacées en tout ou en partie par de gros grains papilliformes qui couvrent la surface extérieure. — Calice elliptique. — Columelle essentielle, formée par une lame verticale très mince, étendue dans le sens du grand axe du calice, et dont le bord supérieur est horizontal, ordinairement flexueux et entier. — Trois ordres de cloisons ; six systèmes égaux. Les primaires et les secondaires diffèrent à peine : d'où l'apparence d'un nombre double de systèmes. Cloisons peu débordantes, larges, arrondies en haut, minces en dedans, un peu épaissies en dehors. — C'est avec les Turbinolies que les Sphénotroques ont le plus d'affinités ; cependant ils s'en distinguent tout de suite par leur forme comprimée, leurs côtes non lamellaires et leur columelle en lame verticale. Ce dernier caractère les différencie en outre de presque tous les autres Turbinoliens, puisqu'on ne le retrouve que dans le *Placotrochus*, lequel s'éloigne des Sphénotroques par son épithèque complète (...) »

Nous pouvons modifier légèrement cette définition en notant que la columelle, chez *Sphenotrochus*, comme chez les autres Coraux, n'est pas essentielle mais issue du bord interne des septes, comme nous le verrons lors de l'étude du développement ontogénique.

Étude des espèces

Clé de détermination des quatre espèces de *Sphenotrochus* du Lutétien de Grignon d'après Milne-Edwards et Haime (1848)

— Côtes distinctes dès la base :

+ toutes les côtes également crépues :
  § fortement .... *S. crispus* (Lamarck, 1816)
  § faiblement .... *S. mixtus* (Defrance)

+ seules les côtes tertiaires sont fortement crépues ....
S. pulchellus Milne-Edwards et Haime, 1848

— Côtes remplacées à la base, et sur une plus ou moins grande étendue, par des granulations..
S. semigranosus (Michelin, 1844)

Sphenotrochus crispus

1810 — Turbinolite aplatie Cuvier et Brongniart, pl. II fig. 4.
1816 — *Turbinolia crispa* Lamarck : 231.
1838 — *Turbinolia trochiformis* Michelotti : 54, Tb. 1, fig. 7.
1843 — *Turbinolia crispa* Nyst : 630, pl. 48, fig. 13.
1848 — *Sphenotrochus crispus* Milne-Edwards et Haime : 241.
1881 — *Sphenotrochus crispissimus* Quenstedt : 540, Tb. 179, fig. 67 (*non* fig. 69 = *S. pulchellus* M.-E. et H.).
1927 — *Sphenotrochus crispus* Ryder : 376, tf. 2.

Sphenotrochus mixtus

Turbinolia mixta Defrance (manuscrit).
1848 — *Sphenotrochus mixtus* Milne-Edwards et Haime : 243.

Sphenotrochus pulchellus

1848 — *Sphenotrochus pulchellus* Milne-Edwards et Haime : 243, pl. VII, fig. 3.
1881 — *Sphenotrochus crispus* p.p. Quenstedt : 940, Tb. 179, fig. 69.

Un siècle après, il est temps de redonner son individualité à cette espèce, qui est bien distincte des autres par ses côtes alternativement granuleuses et lisses.

Sphenotrochus semigranosus

1844 — *Turbinolia semigranosa* Michelin : 151, pl. 43 ; fig. 2 a-b.
1848 — *Sphenotrochus semigranosus* Milne-Edwards et Haime, II : 245.
1963 — *Sphenotrochus semigranulosus* Feugueur : 473, pl. II, fig. 34-35.

Cette dernière dénomination est probablement un *lapsus calami*.

Milne-Edwards et Haime, ayant refondu la systématique des Turbinoliidae, se sont vus dans l'obligation de redéfinir chacune de ces espèces, dont certaines ont été créées par eux. Je renvoie donc à leurs descriptions, qui dans l'ensemble sont bonnes.

Les spécimens-types proviennent du Lutétien moyen de Grignon, sauf *S. semigranosus* dont les spécimens-types proviennent du Cuisien supérieur B (niveau d'Hérouval) sans attribution de lieu, que ce soit par Michelin ou par Milne-Edwards et Haime. Tous les types des différentes espèces sont perdus.

Comme les *Turbinolia*, le matériel fait partie des collections du Muséum national d'Histoire naturelle et tous les échantillons proviennent du Lutétien moyen de Grignon (Yvelines). Ils se répartissent ainsi : 958 *S. crispus*, 14 *S. mixtus*, 45 *S. pulchellus*, et 38 *S. semigranosus*.

Diagnose commune

Polypiers solitaires, libres, turbinés, possédant 24 septes rejoignant ou non, selon les espèces, une columelle lamellaire, parfois flexueuse à son extrémité supérieure, 24 côtes plus ou moins crépues ou transformées en papilles selon les espèces. Chez *S. pulchellus* les flancs sont rendus concaves par la saillie à la base et au sommet des côtes latérales du 3e cycle.

Mensurations (en mm) des échantillons étudiés

Espèce	H	D	d	d/D	L de la columelle	l de la columelle	l/L	Ép. S_1	Ép. S_2	Ép. S_3
S. crispus	3,55	3	2	0,76						
	5,6	5,4	3,45	0,63						
	7,7	7,8	4,5	0,57						
S. mixtus	3,5	2,6	2	0,7	0,9	0,4	0,4	0,11	0,11	0,08
	5,2	3,7	2,5	0,6	1,1	0,3	0,2	0,17	0,2	0,15
	5,3	3,7	2,7	0,7	1,3	0,2	0,15	0,15	0,2	0,11
	8,5	6,1	3,4	0,5	cassée	cassée	—	0,2	0,2	0,17
S. pulchellus	5,2	4	2,7	0,6	1,3	0,17	0,13	0,23	0,17	0,11
	6,3	5,3	3,5	0,6	1,5	0,35	0,2	0,23	0,17	0,17
	6,3	5,3	3,2	0,6	1,6	0,2	0,12	0,23	0,17	0,17
	7	6,4	4	0,6	2,35	0,35	0,14	0,23	0,23	0,23
S. semigranosus	4,2	4	2,8	0,7	1,2	0,23	0,19	0,17	0,17	0,11
	7,2	6,7	4	0,6	2,2	0,35	0,15	0,23	0,17	0,23
	7,8	6,9	4	0,6	3	1	0,33	0,23	0,17	0,23

H : hauteur ; d : petit diamètre ; D : grand diamètre ; L : longueur ; l : largeur ; Ép. : épaisseur (milieu du septe).

L'espèce *S. crispus* présente une telle variabilité que nous préférons, plutôt que d'aligner des chiffres qui ne seront pas représentatifs, effectuer plus loin une étude de la variabilité chez cette espèce, toute qualitative d'ailleurs.

Description comparative des échantillons étudiés

La description porte sur l'ensemble des échantillons étudiés.

Polypier solitaire, libre, turbiné (angle apical très variable selon les espèces), parfois légèrement flabelliforme à l'extrémité calcinale, plus ou moins évasé à la base (pl. IX, 1 à 3) enrobant un corps étranger dans son apex ; dans l'un des échantillons étudiés, il s'agit d'un Foraminifère Miliolidae du genre *Quinqueloculina* (cf. développement ontogénique). (Je remercie Mme Le Calvez, de l'École pratique des hautes Études, pour la détermination de ce Foraminifère.)

Vingt-quatre costo-septes exserts répartis en trois cycles complets (6 S1 + 6 S2 + 12 S3). Le 3e cycle se distingue parfois morphologiquement des deux autres par des septes plus courts au sommet du calice, et qui, parfois, ne rejoignent pas la columelle (au moins au niveau du calice). Les septes des deux premiers cycles rejoignent, à faible profondeur, la columelle, à un niveau sensiblement identique. Tous les septes sont élargis au bord périphérique (pl. X, 1).

Vingt-quatre côtes prolongeant les septes à l'extérieur de la muraille rectiligne et visibles jusqu'à la base, ornées sur tout ou partie de leur hauteur de tubercules alternes de part et d'autre des axes des côtes (pl. IX, 1 ; pl. X, 1 et 2). Chez *S. mixtus*, ces tubercules peuvent être presque totalement absents (pl. IX, 2). Chez *S. pulchellus*, les côtes du 3e cycle sont les plus crépues (pl. IX, 3). Chez *S. semigranosus*, les côtes sont remplacées à la base par des papilles, au sommet elles sont fortement tuberculées ; les côtes ne sont lisses que sur une petite partie de leur hauteur, voire pas du tout sur les côtes latérales et à l'apex (pl. IX, 4). Les côtes latérales sont toujours plus saillantes que les autres à la base (pl. IX, 1) et également vers le bord calicinal en ce qui concerne *S. pulchellus* (pl. IX, 3). Absence de côtes interseptales (pl. X, 1). Les côtes des deux premiers cycles se rencontrent depuis l'extrême base du polypier et croissent vers l'extérieur et vers la base à partir de leur point d'apparition sur le calice, cette disposition pouvant servir à mieux ancrer le polypier. Les côtes correspondant aux septes du 3e cycle naissent à une hauteur variable, parfois avant celles du 2e cycle (pl. IX, 1). Présence de petites « traverses » entre les côtes, irrégulièrement horizontales et séparant des pores muraux petits, superficiels et irrégulièrement disposés. Ces petits pores ont un diamètre moyen de l'ordre de 5 à 10 μm selon les espèces (pl. X, 3 et 4). Cependant, on note de beaucoup plus gros (et plus réguliers) pores muraux (diamètre moyen de l'ordre de 50 μm) entre les tubercules des côtes, et comme « protégés » par eux. Ces gros pores muraux se rencontrent sur toute la hauteur du polypier couverte de tubercules costaux (pl. XI, 1). Ces pores muraux sont arrondis comme chez *Turbinolia* mais ne traversent jamais toute l'épaisseur de la muraille (voir plus loin le développement ontogénique). Les « barres » ne remontent pas le long des côtes. Vers la base ces « barres » sont peu marquées, sans doute à cause des épaississements secondaires de sclérenchyme postérieurs à leur formation (pl. X, 4).

Du point de vue microstructural les septes ressemblent, en coupe transversale, à ceux de *Turbinolia* : on observe, en section transversale, une ligne sombre de centres de calcification très rapprochés. D'autre part, les couches périphériques d'accroissement se voient depuis l'intérieur du septe ; on distingue des couches d'accroissement très près de la ligne sombre. On ne voit pas de fibro-cristaux en coupe transversale, car tout est recristallisé. La ligne sombre n'est pas rectiligne car elle s'incurve au niveau des granules (pl. XI, 2).

La microstructure costale se présente en une ligne sombre centrale qui s'arrête peu après la base de la côte (pl. XI, 3), probablement parce que les trabécules deviennent, plus extérieurement, si incurvées que les sections transversales ne les recoupent plus (même phénomène que chez *Turbinolia*). C'est peut-être aussi parce que la portion la plus externe de la côte n'est faite que de fibro-cristaux issus de la dernière trabécule visible en section transversale, représentée par le centre de calcification le plus externe sur cette section transversale de côte. Car, plus à l'extérieur, on n'observe plus que les fibro-cristaux, ainsi que les stries d'accroissement, très nettes et, semble-t-il, régulièrement espacées (pl. XI, 4). Ces stries d'accroissement semblent d'ailleurs se prolonger d'une côte à l'autre. Nous verrons plus loin ce qu'il en est réellement. Chez *S. semigranosus*, chez qui les côtes sont toutes très larges et formées de tubercules plus ou moins jointifs, chacune d'elles montre, en section transversale, deux éventails de fibro-cristaux divergeant de la ligne sombre septale, qui bifurque donc après la muraille. Cependant, la ligne sombre ne se prolonge guère au-delà de la muraille et chaque éventail de fibro-cristaux diverge pratiquement d'un centre de calcification situé sur la muraille ou très peu extérieur à celle-ci (pl. XII, 1).

Symétrie bilatérale très nette superposée à la symétrie hexaradiaire. On note cependant que, dans les premiers stades de développement, la symétrie radiaire est la plus nette et qu'elle n'est ensuite masquée que par l'étirement en longueur du calice qui devient flabelliforme, ayant comme corollaire apparent une accélération dans l'apparition des septes situés dans le sens du grand axe du polypier, et un retard dans l'apparition des septes situés dans le sens du petit axe, comme nous le verrons plus loin (pl. X, 1).

Bord distal des septes subinerme, malgré la présence de quelques petits pointements de trabécules sur le bord distal (pl. XII, 2).

Bord interne des septes joint rapidement à la columelle, au niveau du calice. Lorsqu'on peut suivre leur partie libre, les bords internes des septes sont simples et concaves (pl. X, 1).

Faces latérales de tous les septes couvertes de granules arrondis (pl. XII, 3) ou spiniformes chez *S. mixtus* (pl. XII, 4), disposés en files perpendiculaires au bord distal (pl. XIII, 1), celles-ci sont carénées à la partie supérieure des côtes (pl. XIII, 2).

Columelle lamellaire, flexueuse à son extrémité supérieure, arrivant à un niveau inférieur au bord supérieur de tous les septes (pl. X, 1). Du point de vue de la microstructure, la columelle est constituée d'une ligne sombre centrale entourée de stries d'accroissement et liée aux différentes lignes sombres des septes. Il y a très peu d'épaississements de sclérenchyme (pl. XIII, 3).

Muraille très nettement septothécale (pl. XIV) formée d'expansions septales continues de bas en haut du polypier, et n'étant jamais interrompues sur toute leur épaisseur par les pores muraux, ce qui donne en lame mince une muraille totalement compacte : on observe en section transversale une ligne sombre qui rejoint tous les costo-septes en étant de même nature que la ligne sombre de ceux-ci. Les épaississements sont dus à la continuité des zones d'accroissement des côtes, d'une côte à l'autre (pl. XIII, 4).

Absence de pali, d'épithèque, d'endothèque et de synapticules.

Étude de la variabilité chez *Sphenotrochus crispus*

S. crispus présente un phénomène de variabilité assez marqué concernant l'angle apical, le degré d'ornementation des côtes, la compression de la base du polypier et la forme plus ou moins flabelliforme de l'extrémité calicinale.

Variation de l'angle apical : Il varie entre 48 et 81°. Cette variation peut être due à l'élargissement ou à l'allongement du polypier dans son ensemble dans le but de récolter plus de nourriture, qui pouvait être plus rare ou inadaptée par suite de mauvaises conditions écologiques locales. La nature du sédiment parvenant au calice du polypier peut également avoir joué un rôle : un sédiment plus grossier pouvait obliger le polypier à « élargir » son calice pour pouvoir capturer les animalcules. Les individus étudiés provenant de collection, donc ne fournissant pas de données de terrain, il n'est pas possible d'apporter plus de précisions. Les *Sphenotrochus crispus* ayant vécu pendant tout le Lutétien moyen ont peut-être eu à s'adapter à la dessalure qui a affecté la fin de cette période, élargissant leur calice pour capter une nourriture moins adaptée à leurs besoins et plus rare.

Variation du degré d'ornementation des côtes : Elles sont toujours ornées sur au moins le 1/4 supérieur de leur hauteur et au plus sur toute leur hauteur. De plus les crispations des côtes sont plus ou moins contournées selon les individus. Cette variation dans l'ornementation des côtes peut certainement être mise en rapport avec la variation du taux de carbonate de calcium dans l'eau à cette époque. Là encore, on ne peut en dire plus.

Variation dans la compression de la base du polypier : Juste au-dessus de l'apex, qui est presque cylindrique, le polypier présente une partie dont le degré de compression varie beaucoup suivant les individus. Cette partie peut, au maximum, être presque aplatie. Ceci peut être mis en relation avec les déplacements subis par le polypier sous l'action des courants, ce polypier n'étant pas fixé.

Variation de la forme flabelliforme de l'extrémité supérieure du polypier : Si la variation de l'angle apical joue sur la longueur du calice, la variation de celle-ci peut, en revanche, ne pas affecter la valeur de l'angle apical. Dans ce cas, la partie supérieure, ou calice, peut être seule affectée et prendre un aspect plus ou moins flabelliforme par rapport au polypier qui reste turbiné dans son ensemble. Cela peut être une autre forme de réaction à l'inadaptation de la nourriture chez des animaux qui ne pouvaient guère se déplacer par eux-mêmes.

Répartition stratigraphique et géographique

France

Bartonien	Marinésien	*S. crispus* (Val d'Oise).
	Auversien	*S. crispus* (Val d'Oise, Oise, Seine-et-Marne).
		S. semigranosus (Marne).
Lutétien		*S. crispus* (Yvelines, Essonne, Hauts-de-Seine, Val-de-Marne, Val d'Oise, Eure, Oise, Marne).
		S. mixtus (Yvelines, Eure, Oise, Loire-Atlantique).
		S. pulchellus (Yvelines), *S. semigranosus* (Yvelines, Eure, Oise, Loire-Atlantique).
Cuisien supérieur B (niveau d'Hérouval)		
		S. crispus (Oise, Yvelines), *S. mixtus* (Yvelines), *S. semigranosus* (Oise, Yvelines, Val d'Oise).

Cuisien supérieur A (niveau de Pierrefonds)
S. semigranosus (Oise).

Cuisien inférieur (niveau d'Airy)
S. semigranosus (Oise).

Belgique

Bartonien — Assien (Auversien + Marinésien)
S. crispus (banlieue de Bruxelles)

Lutétien — Bruxellien (Lutétien inférieur)
S. crispus (banlieue de Bruxelles, Brabant, Flandre).

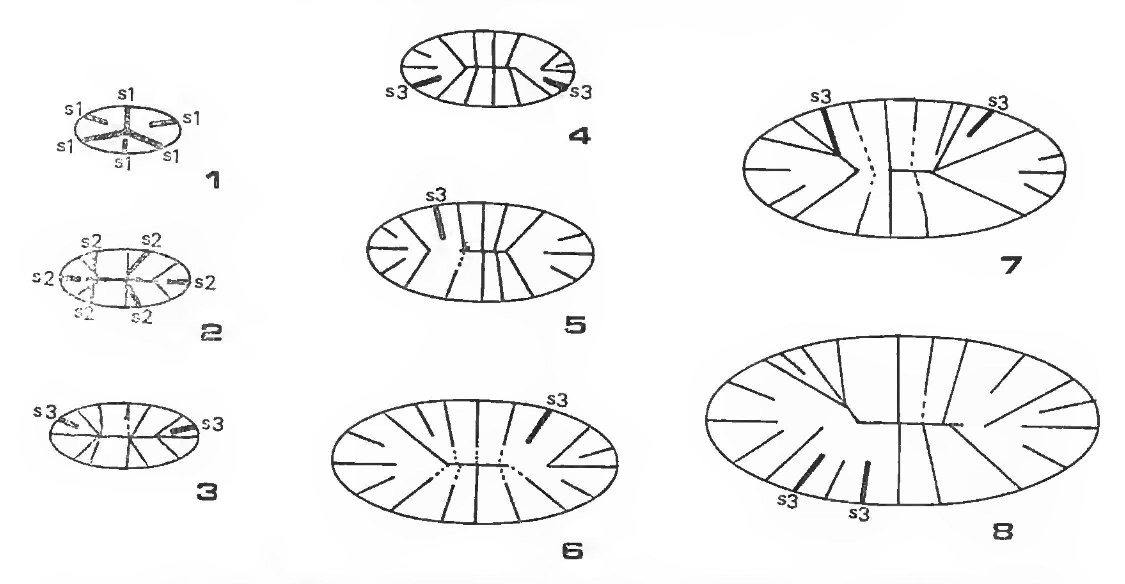


Fig. 1-8. — Différents stades de développement des éléments radiaires chez *Sphenotrochus* (se référer aux différentes figures des planches XV et XVI) : 1, stade 6 septes (pl. XV, 2) ; 2, stade 12 septes (pl. XV, 3) ; 3, stade 14 septes (pl. XV, 4) ; 4, stade 16 septes (pl. XV, 5) ; 5, stade 17 septes (pl. XV, 6) ; 6, stade 18 septes (pl. XVI, 1) ; 7, stade 20 septes (pl. XVI, 2) ; 8, stade 22 septes (pl. XVI, 3).

(Grossissements des figures. — 1 : × 29 ; 2 : × 34 ; 3 : × 30 ; 4 : × 18 ; 5 : × 20 ; 6 : ×21 ; 7 : × 36 ; 8 : × 25.)

Insertion septale chez *Sphenotrochus*

Les septes, chez ce genre, varient individuellement beaucoup en forme et en taille, ainsi qu'en disposition relative, au cours de la croissance ; il est assez difficile d'en retrouver le modèle de croissance. D'autre part, le 3[e] cycle de septes commence apparemment à se mettre en place d'abord aux extrémités du calice ; cela est dû au fait que l'on sectionne horizontalement un calice de forme flabelliforme. En effet, au cours de l'usure l'étirement en longueur du calice, à la base du polypier, au-dessus de l'apex, provoque une accélération apparente dans l'apparition des septes situés dans le sens du grand axe du polypier, et un retard dans l'apparition des septes situés dans le sens du petit axe du polypier. En

fait, la forme flabelliforme du calice a pour conséquence une courbure de celui-ci, qui fait que lors de l'étude du développement ontogénique, les surfaces étudiées ne représentent pas des niveaux synchrones ; le calice, dont le grand axe est situé à un niveau inférieur à celui du petit axe, présentera sur une surface horizontale une partie plus récente (l'extrémité) et une partie plus ancienne (le milieu), ce qui se traduira par une impression de septes apparaissant en avance à l'extrémité du calice.

Des observations précises permettent cependant de comprendre l'insertion septale chez *Sphenotrochus* :

— dans les sections recoupant la base du polypier, on n'observe qu'un peu de sclérenchyme enveloppant le Foraminifère indiqué plus haut ; cette disposition oblitère probablement les différents stades de croissance jusqu'au stade six septes (pl. XV, 1) ;

— la première section rencontrant un calice intact montre un stade six septes tout à fait net (pl. XV, 2 et fig. 1) : rien n'autorise cependant à dire que ces six septes se sont mis en place simultanément, étant donné la perturbation qui affecte l'apex ;

— la recristallisation générale des échantillons n'a pas permis d'obtenir de stade intermédiaire entre six et douze septes (pl. XV, 3 et fig. 2) ; là non plus, rien ne permet d'affirmer que les six S2 se sont mis en place ensemble ;

— la mise en place des S3 est affectée par le phénomène décrit ci-dessus : il reste à savoir dans quelle mesure les S3 situés aux extrémités du calice ne sont pas effectivement accélérés dans leur mise en place par rapport aux autres ; quoi qu'il en soit, le premier stade obtenu voit deux S3 que l'on pourrait peut-être qualifier de « ventraux » se mettre en place aux deux extrémités du calice (pl. XV, 4 ; fig. 3) ;

— les deux S3 symétriques des précédents, « dorsaux » cette fois, se mettent en place un peu plus haut (pl. XV, 5 ; fig. 4) ;

— un nouveau S3 se met ensuite en place, côté « ventral », symétrique du premier S3 « gauche » par rapport au S1 (pl. XV, 6 ; fig. 5), puis son symétrique, toujours côté « ventral » (pl. XVI, 1 ; fig. 6) ;

— ensuite se mettent en place les deux derniers S3 « ventraux », ce qui porte le nombre de septes à 20 (pl. XVI, 2 ; fig. 7) ;

— les derniers S3 se mettent en place du côté « dorsal », ce qui rétablit la perfection de la symétrie chez cette espèce, qui était quelque peu masquée au-delà du stade douze septes (pl. XVI, 3 et 4 ; fig. 8).

Conclusions

Le mauvais état des échantillons observés ne permet pas, hélas, de vérifier pleinement les conclusions tirées de l'étude du développement ontogénique de *Turbinolia* ; les premiers stades sont complètement perturbés par l'inclusion d'un Foraminifère à la base du polypier ; les stades intermédiaires entre six et douze septes sont oblitérés par la recristallisation ; seuls les derniers stades permettent de supposer une insertion septale « voisine » de la mise en place des mésentéries ; de toute manière *Sphenotrochus* ne semble pas être un bon élé-

ment de comparaison avec l'ensemble des Coraux du Paléozoïque, la forme de son calice déterminant des adaptations quant à l'insertion septale, et les résultats étant peut-être faussés par la méthode des sections sériées.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Au terme de cette étude plusieurs constatations intéressantes s'imposent.

Les *Turbinolia*, et c'est un point fondamental, présentent un stade initial à deux septes, comparable à l'axial-septum des Rugosa du Paléozoïque. Ce phénomène peut être mis en relation avec la convergence dans la morphologie extérieure (sinon dans la taille) entre ces deux catégories de polypiers. En effet, *Sphenotrochus* qui, lui, est turbiné présente, semble-t-il, un stade initial à six septes, et une accélération dans la mise en place des septes du 3e cycle aux extrémités du calice, comparable à ce qui a déjà été vu chez les diverses espèces de *Flabellum* (von Koch, 1888 ; Gardiner, 1902 ; Squires, 1963), alors que des stades initiaux à deux septes ont déjà été observés chez des formes à calice circulaire, comme *Pachydendron* (Cuif, 1975) et *Thecocyathus* (Alloiteau, 1959), sans parler des formes à calice circulaire du Paléozoïque.

Il est possible de faire suivre les étapes de l'insertion septale chez *Turbinolia* et, en partie, chez *Sphenotrochus*, avec les différentes étapes de mise en place des mésentéries telles que Duerden les a décrites en 1900. Cela permet, sans possibilité de confirmation (sauf élevage de *Sphenotrochus* actuels), de déterminer la « face ventrale » et la « face dorsale » de ces Coraux, et de mieux connaître leur anatomie.

Il va de soi, comme nous l'avons déjà expliqué dans les paragraphes précédents, que les lois de Milne-Edwards et Haime ne peuvent s'appliquer ni à *Turbinolia*, ni à *Sphenotrochus*. Les différences sont trop grandes entre ces lois rigides et la souplesse (notamment pour les septes du 3e cycle) avec laquelle les septes se mettent en place. De nombreux auteurs ont d'ailleurs déjà vigoureusement combattu cette conception figée de la Nature.

Il reste que le travail effectué permet de vérifier qu'au-delà des détails propres à chaque espèce les grands traits du développement restent les mêmes, tant pour les Coraux paléozoïques que pour les Coraux postpaléozoïques ; cela probablement parce que le groupe des Madréporaires est un ensemble assez primitif, peu différencié, ce qui se traduit par une certaine analogie dans le développement.

Le travail restant à faire pour l'étude du développement ontogénique des Coraux fossiles est encore immense. Espérons que cette tâche ingrate ne rebutera pas les futurs paléontologues aidés, dorénavant, par une technique mise au point.

Remerciements

Il m'est agréable d'exprimer ma très grande gratitude envers M. le Pr J.-P. Lehman qui a bien voulu m'accueillir dans son Laboratoire, et ma reconnaissance au Dr J.-P. Chevalier qui a dirigé et coordonné mes recherches avec gentillesse et efficacité. Je leur adresse, ainsi qu'à tous les chercheurs qui m'ont aidé, mes plus vifs remerciements.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abrard, R., 1925. — Le Lutétien du Bassin de Paris. Essai de monographie stratigraphique. Angers, Société française d'imprimerie d'Angers, 4, rue Garnier. 32 fig., 4 pl., 4 cartes h.-t.

Agerol, R., 1957. — Étude de l'insertion septale et de la formation des palis de *Caryophyllia clavus*, *Deltocyathus italica* et *Thecocyathus mactra*. DES, Paris, non publié.

Alloiteau, J., 1950. — Types et échantillons de polypiers de l'ancienne collection Defrance. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, n. s., sér. C, **1** (2).

— 1952. — Madréporaires post-paléozoïques. *In* : J. Piveteau, Traité de Paléontologie. I. Masson et C[ie], édit.

— 1959. — Recherches sur le développement du squelette chez les Madréporaires. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7[e] sér., **1** : 678-686.

Atoda, K., 1947. — The larval and postlarval development of some reef-building corals. I — *Pocillopora damicornis caespitosa* Dana. II — *Stylophora pistillata*. *Tohoku Imp. Univ. Sci. Repts*, 4[e] sér. (Biology), **18** : 24-47 (6 fig.) et 48-64 (1 pl., 1 tf.).

— 1951 *a*. — The larval and postlarval development of the reef-builing corals. III — *Acropora brüggemanni* (Brook). IV — *Galaxea aspera* Quelch. *J. Morph.*, **89** : 1-16 (pl. 1, fig. 1-9) et 17-35 (pl. 1-3, tf. 1-3).

— 1951 *b*. — The larval and postlarval development of some reef-building corals. V — *Seriatopora hystrix* Dana. *Tohoku Imp. Univ. Sci. Repts.*, 4[e] sér. (Biology). **19** (1) : 33-39, 6 fig.

Barta-Calmus, S., 1973. — Révision de collections de Madréporaires provenant du Nummulitique du Sud-Est de la France, de l'Italie et de la Yougoslavie septentrionales. AO-CNRS 8295, Fr., Thèse doct. sc. nat., Univ. Paris-VI, 2 vol.

Bell, A., 1888. — British upper tertiary corals. *Geol. Mag.*, 3 dec., **5** : 28-29.

Boschma, H., 1929. — On the postlarval development of *Maeandra areolata*. Carnegie Inst. Wash., Publ. n° 391 : 129-147, 9 fig.

Bourne, G. C., 1893. — On the post-embryonic development of *Fungia*. *Roy. Dublin Soc. Sci. Trans.*, 2[e] sér., **5** : 205-238, pl. 22-25.

Brongniart, A., et G. Cuvier, 1810. — Essai sur la géographie minéralogique des environs de Paris. *In* : G. Cuvier, 1812. — Recherches sur les ossemens fossiles de quadrupèdes, où l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paraissent avoir détruites. 1.

Chaix, C., 1979. — Enseignements d'ordre paléoécologique tirés de l'étude des *Turbinolia* et *Sphenotrochus* (Scléractiniaires) du Bassin de Paris. Répartition stratigraphique et géographique de ces deux genres. BIGBP, **16** (2) : 35-37.

Cuif, J.-P., 1968 *a*. — Réalisation de lames minces sériées pour l'étude de l'ontogenèse des Madréporaires. *C. r. somm. Soc. géol. Fr.*, (2) : 49-51.

— 1968 *b*. — Étude ontogénique de quelques Madréporaires Caryophyllidae actuels et fossiles. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, n. s., sér. C (sciences de la Terre), **16** (3).

— 1975. — Caractères morphologiques, microstructuraux et systématiques des Pachythecalidae, nouvelle famille de Madréporaires triasiques. *Géobios*, **8** (3) : 157-180, 9 fig., 2 pl.

Defrance, M., 1828. — Turbinolie (foss.). *In* : Dict. sc. nat., Paris, LVI : 91-94.

Deshayes, G. P., & H. Milne-Edwards, 1836. — Histoire des polypes. *In* : J. B. P. A. Lamarck, Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Éd. 2, II.

Duerden, J. E., 1900. — Order of appearance of the mesenteries and septa in the Madreporaria. *Johns Hopkins Univ. Circ.*, **19** : 47-53, 12 fig.

— 1902. — West Indian madreporarian polyps. *Mem. Nat. Acad. Sci.*, **8**.

— 1904. — The coral *Siderastraea radians* and its postlarval development. Carnegie Inst. Wash., Publ. nº 20 : 130 p., 11 pl., 13 fig.

Ehrenberg, C. G., 1834 (1832). — Die Corallenthiere des rothen Meeres. Berlin : 53 ou *Abhkön. preuss. Akad. Wiss.*, (Phys.-Ch.) : 225-380.

Faurot, L., 1914. — Développement et symétrie des polypiers coralliaires. C. r. IXe Congr. int. zool., Monaco, 25-30 mars 1913 : 278-284.

Feugueur, L., 1963. — L'Yprésien du Bassin de Paris. — Essai de monographie stratigraphique. *Mém. Serv. Carte géol. dét. Fr.*

Filliozat, M., 1914. — Polypiers éocènes de la Loire-Inférieure. *Soc. Sci. nat. Nantes, Bull.*, **4** : 67-80, pl. 1-2.

Fleming, J., 1828. — History of the British animals. London, 2e éd. : xxiii + 565 p.

Furon, R., et R. Soyer, 1947. — Catalogue des fossiles tertiaires du Bassin de Paris. Paul Lechevalier, édit.

Gardiner, J. S., 1899. — On the post-embryonic development of *Cycloseris*. *In* : A. Willey, Zoological results.... 2 : 171-180, pl. 19-20.

— 1902 *a*. — Some notes and variation and protandry in *Flabellum rubrum* and senescence in the same and other corals. *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, **11** (6) : 463-471.

— 1902 *b*. — South African corals of the genus *Flabellum* with an account of their development. *Mar. Invest. S. Afr.*, II : 115-154, pl. 1-4.

Glibert, M., 1974. — Quelques Turbinoliidae cénozoïques des collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. I — Genre *Turbinolia* Lamarck, 1816. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, Sci. Terre, **50** (1).

Gosse, P. H., 1859. — On *Sphenotrochus wrightii*, a new Irish madrepore. *Nat. Hist. Rev.*, **6** : 161-163, pl. 17.

Haime, J. & H. Milne-Edwards, 1848. — Recherches sur la structure et la classification des Polypiers récents et fossiles. *Annls Sci. nat.*, 3e sér., **9** : 37-89 et 211-344, pl. 4-10.

Haime, J. & H. Milne-Edwards, 1857. — Histoire naturelle des coralliaires ou polypes proprement dits. Paris, II : 633 p., atlas (31 pl.).

Howe, H. J., 1960. — *Turbinolia rosetta*, a new coral species from the Paleocene of Alabama. *J. Paleont.* (Tulsa), **34** (5) : 1020-1022, 2 fig.

Koch, G. von, 1888. — Ueber *Flabellum*. *Morph. Jb.*, **14** : 329-344, pl. 13.

— 1889. — Ueber *Caryophyllia rugosa*. *Morph. Jb.*, **15** (1) : 10-20, 13 fig.

— 1897. — Entwicklung von *Caryophyllia cyathus*. *Zool. Stat. Neapel, Mitt.*, **12** : 755-772, pl. 34, 21 tfs.

Lacaze-Duthiers, F. J. H. de, 1873. — Développement des Coralliaires — Mém. 2 : Actiniaires à polypier. *Archs zool. exp. gén.*, **2** : 269-348, pl. 12-15, tf. 1-5.

— 1894. — Faune du golfe du Lion — Évolution du polypier du *Flabellum anthophyllum*. *Archs zool. exp.*, 3e sér., **2** : 445-484, pl. 18.

— 1897. — Faune du golfe du Lion — Coralliaires — Zoanthaires sclérodermés (2e mém.). *Archs zool. exp.*, 3e sér., **5** : 1-249, 10 fig., 12 pl.

Lamarck, J. B. P. A. de, 1816. — Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Paris, II : iv + 568 p.

Le Renard, J., 1974. — La mer de Grignon. *Bull. Soc. vers. Sci. nat.*, Fr., **1** (1) : 2-10.

Massieux, M., 1956. — Étude de l'insertion septale de deux Turbinolies du Lutétien du Bassin de Paris : *T. sulcata* et *T. dispar*. DES, Paris, non publié.

Mayor, J. W., 1916. — On the development of the coral *Agaricia fragilis* Dana. *Am. Acad. Arts Sci., Proc.*, 2e sér., **51** : 483-511, pl. 1-6, tfs. 1-5.

Michelin, J. L. H., 1840-47. — Iconographie zoophytologique — Description par localités et terrains des polypiers fossiles de France, et pays environnants. Paris, 348 p., 79 pl.

Michelotti, I., 1838. — Specimen zoophytologiae diluvianae Turin, iv + 227 + 9 p., 7 pl.

Morellet, J. et L., 1948. — Le Bartonien du Bassin de Paris. *Mém. Serv. Carte géol. dét. Fr.*

Morren, C. F. A., 1828. — Descriptio coralliorum fossilium in Belgio repertorum. *Annales Academiae Groninganae.* Académies de Bruxelles et de Koninck : 521 (1827-28).

Munier-Chalmas, E. C. P. A., 1892. — Observations inédites sur le développement suivant la symétrie bilatérale des septa chez les Turbinoliidae éocènes. *In* : F. Bernard, Éléments de Paléontologie, Paris : 154.

Nyst, P. H., 1843. — Description des coquilles et des polypiers fossiles des terrains tertiaires de la Belgique. *Com. Acad. R. Soc. Belgique. Mém.*, **17** : 1-696. pl. 175.

Quenstedt, F. A. von, 1878-81. — Petrefactenkunde Deutschlands — Korallen. VI (1) : 497-1093, 42 pl.

Ryder, T. A., 1927. — The structure and development of *Sphenotrochus crispus*, and notes on aporose morphology. *Geol. Mag.*, **64** (8) : 376-381, 2 fig.

Schneider, A., 1871. — On the structure of actiniae and corals. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 4e sér., **7** : 437-441, 4 fig.

Semper, C. G., 1872. — Ueber Generationwechsel bei Steinkorallen und ueber das M. Edwards' sehe Wachstumgesetz der Polypen. *Zeitschr. f. wissen Zool., Leipzig*, **22** : 235-280, pl. 16-21.

Soyer, R., 1953. — Géologie de Paris. *Mém. Serv. Carte géol. dét. Fr.*

Squires, D. F., 1958. — The Cretaceous and Tertiary corals of New-Zealand. *N. Z. Geol. Surv., Pal.*, **29**.

— 1962. — Additionnal Cretaceous and Tertiary corals from New-Zealand. *R. Soc. N. Z., Trans., Geol.*, **1** (9) : 133-150, pl. 1-4.

— 1963. — *Flabellum rubrum* (Quoy & Gaimard). *N. Z. Dept. Sci. Ind. Res.*, 154 (*N. Z. Oceanogr. Inst.*, Mem. nº 20) : 1-43, 3 pl., 8 tf.

Thomas, H. D., 1942. — On the occurrence of *Sphenotrochus* (*S. davisi sp. n.*) in the English Auversian deposits. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 11e sér., **9** : 61-63, fig. 1-2.

Vaughan, T. W., 1900. — The Eocene and lower Oligocene coral faunas of the United States with descriptions of a few doubtfully Cretaceous species. *U. S. Geol. Surv.*, **34** : 263 p., 24 pl.

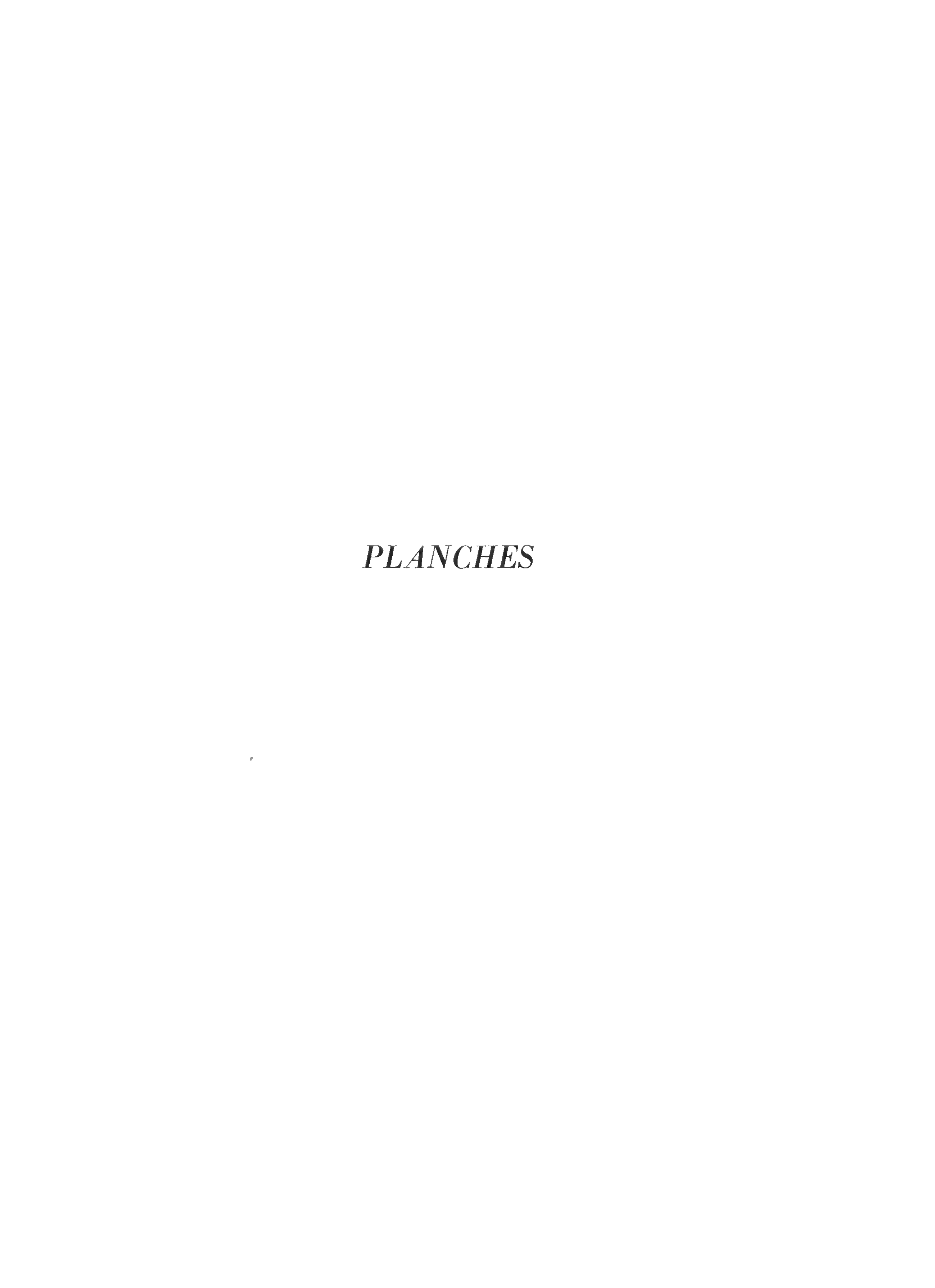
Vincent, E., 1921. — Description d'un polypier nouveau des sables de Wemmel (*Turbinolia gerardi*). *Annls Soc. r. zool. malacol. Belg.*, **51** : 55-57, 2 tf.

Wells, J. W., 1935. — Notes on some turbinolian Corals. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 10e sér., **16** : 529-535, pl. 18.

— 1956. — Scleractinia. *In* : R. C. Moore, Treatise on invertebrate paleontology. *Bull. Geol. Soc. Am.*, F : 328-443.

Wilson, H. V. P., 1888. — On the development of *Manicina areolata*. *J. Morph.*, **2** (2) : 191-252, pl. 14-20.

Manuscrit déposé le 19 octobre 1979.



PLANCHES

PLANCHE I

1. — *Turbinolia sulcata.* Vue d'ensemble du polypier, montrant les côtes fines et leur point d'apparition, ainsi que les pores muraux et leur disposition (cf. texte) ; on aperçoit les côtes interseptales, ainsi que le bord supérieur des septes, subinerme ; on voit également les granules sur les faces latérales, disposés en rangées parallèles au bord distal. × 15.
2. — *Idem,* montrant la columelle styliforme et les « barreaux » séparant les pores muraux ; ils remontent le long des flancs des côtes, ce qui donne à ceux-ci un aspect ondulé. × 12,5.
3. — *Idem.* Calice du Polypier, montrant les trois cycles de septes et leurs rapports avec la columelle (cf. texte) ; on distingue très nettement les côtes interseptales, ainsi que les granules spiniformes sur les faces latérales des septes. Remarquer la jonction des septes de 2e cycle presque en haut de la columelle et la jonction des septes de 3e cycle avec ceux de 2e cycle. × 13.
4. — *Turbinolia dispar,* stade 40 septes. × 18.

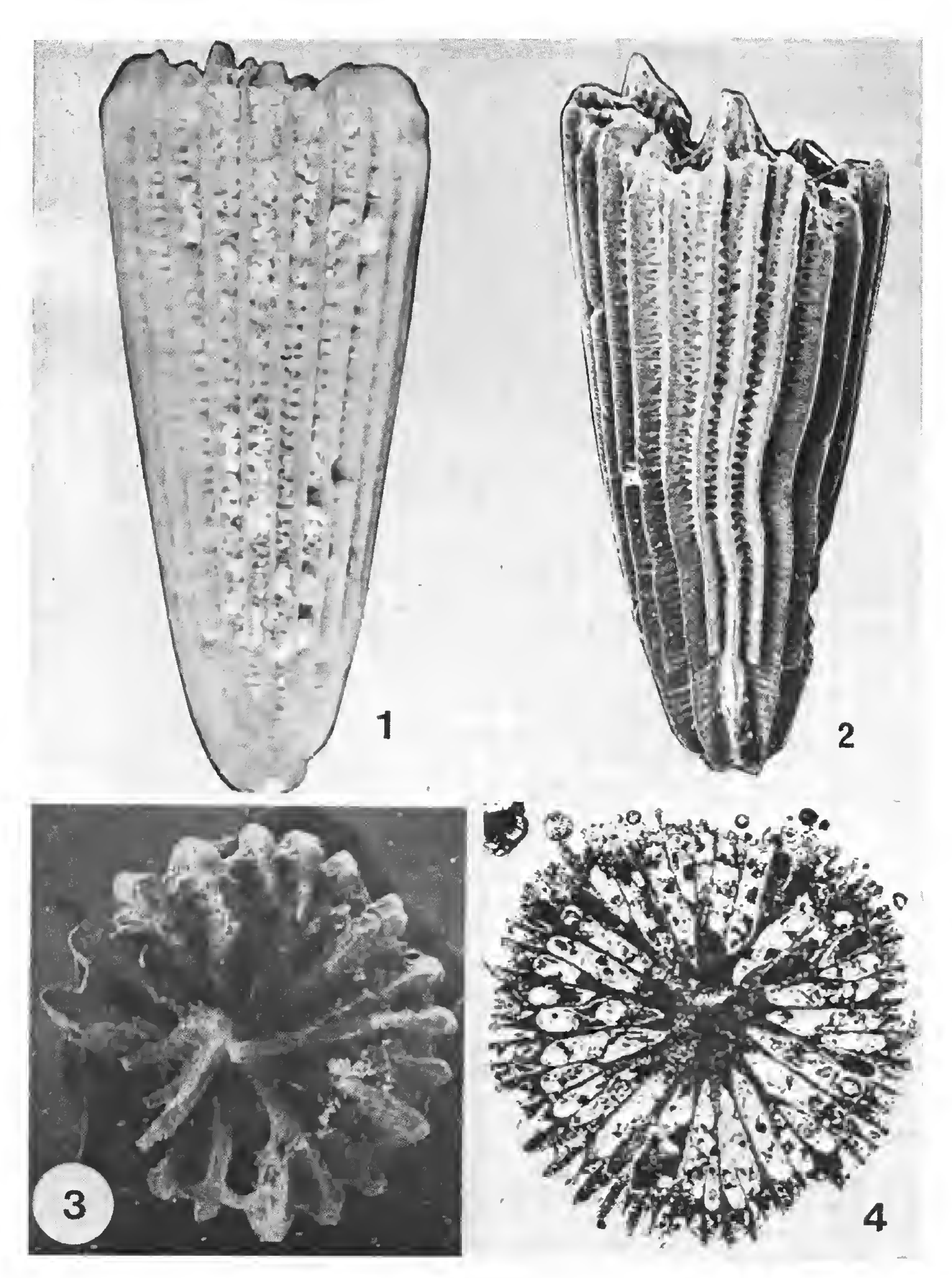


PLANCHE I

PLANCHE II

1. — *Turbinolia dispar.* Vue d'ensemble du polypier, montrant les côtes et leur point d'apparition ; les pores muraux sont très difficiles à distinguer, et les côtes interseptales ne peuvent être vues car le calice (comme chez les autres échantillons étudiés) est cassé. × 9.
2. — *Turbinolia sulcata.* Côtes dans la partie apicale du polypier, avant la naissance des costo-septes de 3[e] cycle. Il n'y a encore qu'une rangée de pores muraux tout aussi réguliers que ceux situés près du calice, et séparés par le même type de « barreaux ». Les bombements sur l'arête des côtes sont les pointements trabéculaires du squelette. × 150.
3. — *Turbinolia dispar.* Grossissement de la base du polypier montrant que les côtes ne bifurquent pas l'une de l'autre ; on voit également que les côtes sont peu saillantes. × 25.
4. — *Idem.* Morphologie des côtes à la naissance des côtes de 3[e] cycle, qui provoque un amincissement des côtes des deux premiers cycles. × 100.

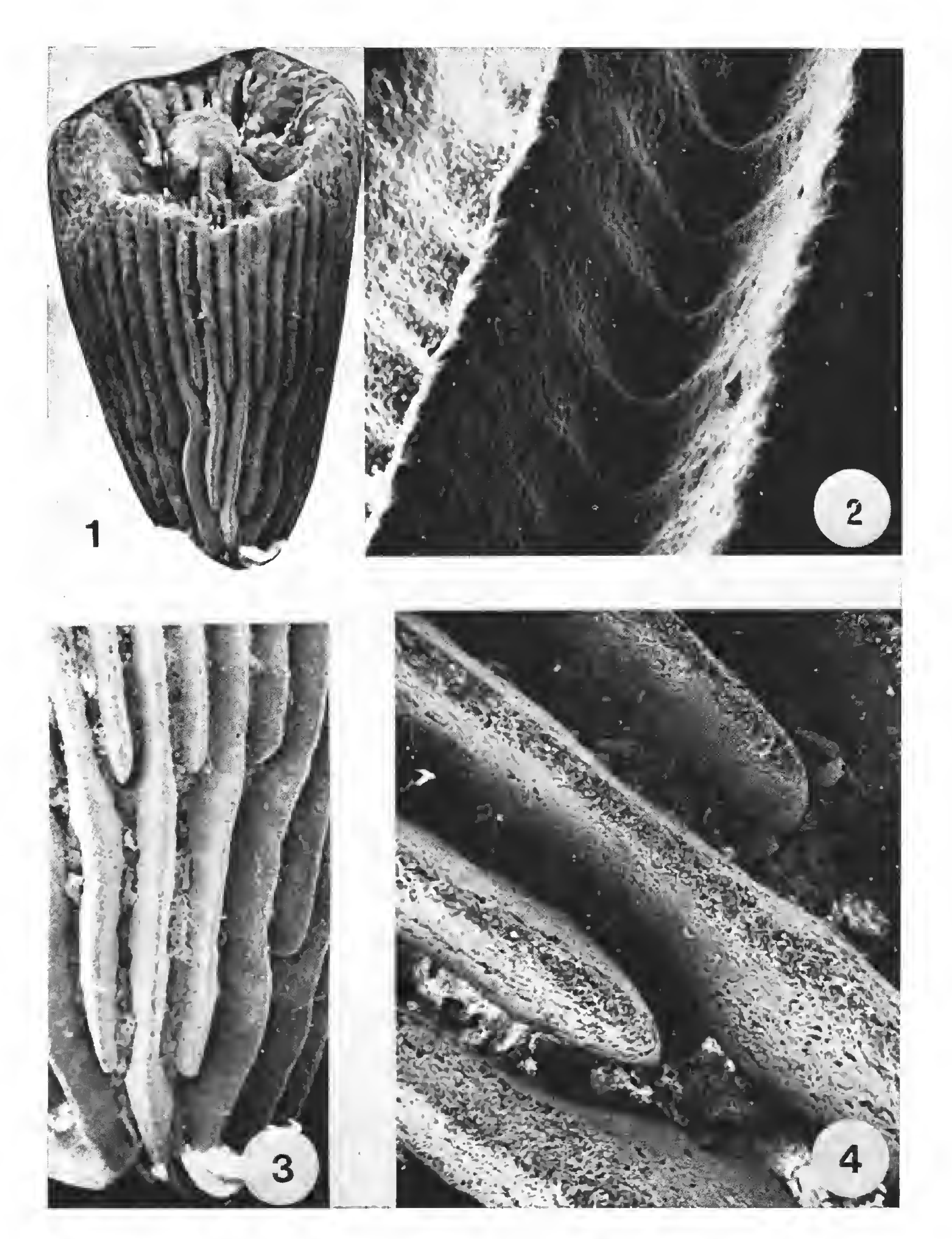


PLANCHE II

PLANCHE III

1. — *Turbinolia dispar.* Côtes à proximité du calice, qui se trouve en haut à droite de la photo ; on voit les côtes septales et le début d'une côte interseptale ; les côtes sont lisses mais très érodées ; les pores muraux sont disposés régulièrement, avec une tendance à alterner d'une file à l'autre ; les barres les séparant remontent très peu le long des côtes. × 77,5.
2. — *Turbinolia sulcata.* Microstructure d'un septe coupé transversalement, au niveau d'un granule (cf. texte). × 215.
3. — *Idem.* Microstructure d'une côte en section transversale, à son point de départ (à gauche) et complètement développée (en haut à droite). × 215.
4. — *Idem.* Côtes à proximité du calice (celui-ci est en dehors de la photo, en bas à droite) ; on aperçoit les côtes septales et interseptales, avec les pointements des trabécules qui les constituent ; on aperçoit également la régularité dans la disposition des pores muraux et les « barreaux » qui les séparent et remontent le long des flancs des côtes. Ces « barreaux » ne sont pas des synapticules mais des expansions du bord périphérique des septes ; la muraille est en fait réduite à ces expansions septales discontinues (cf. lames minces). × 120.

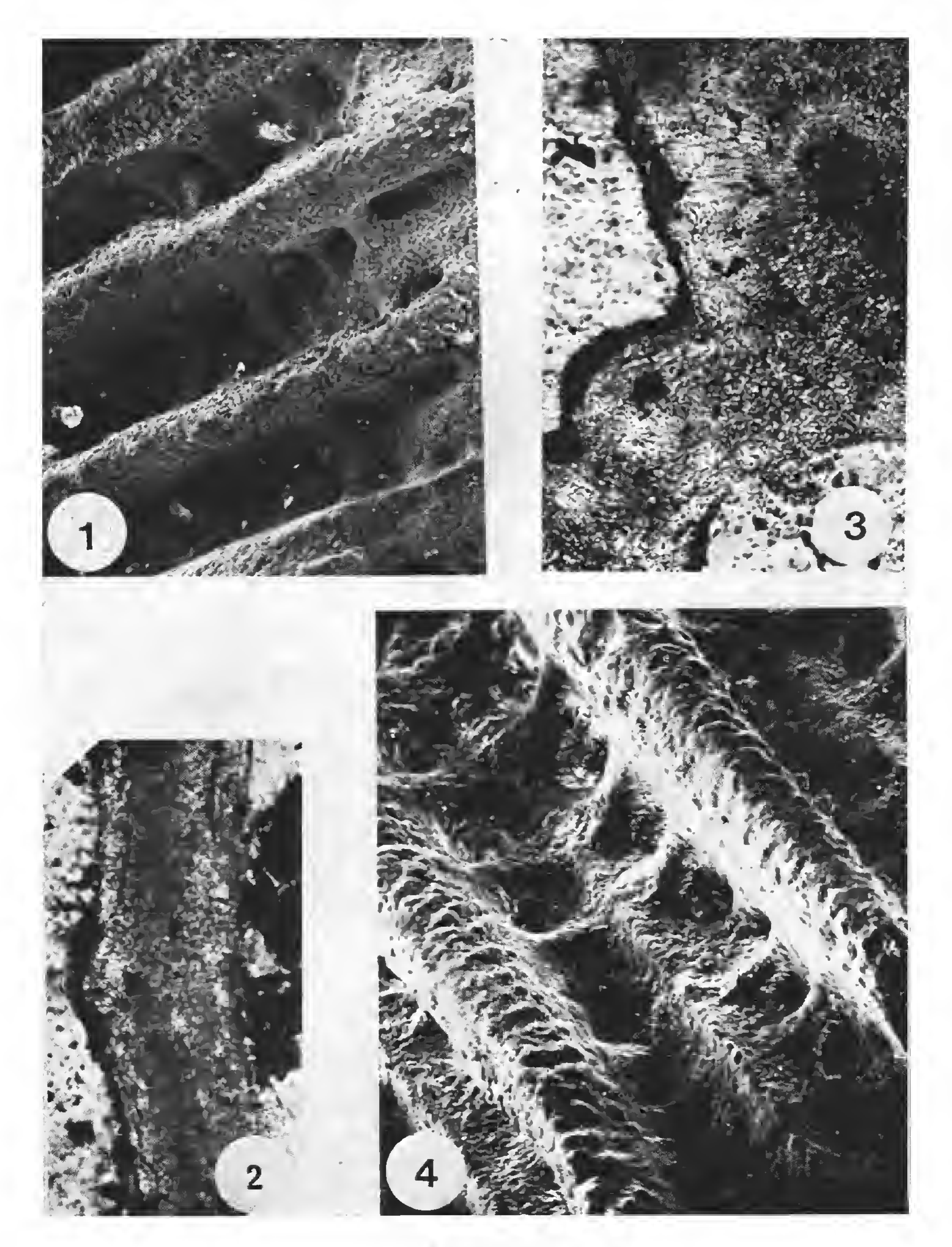


PLANCHE III

PLANCHE IV

1. — *Turbinolia costata.* Microstructure de la base d'une côte coupée transversalement (partie la plus proche du calice) ; on distingue très nettement la ligne sombre centrale, les fibro-cristaux en éventail qui en partent, ainsi que certaines stries d'accroissement, encore peu fréquentes. × 215.

2. — *Idem.* Microstructure de l'extrémité d'une côte en section transversale ; ici la ligne sombre n'est plus visible car les fibro-cristaux observés proviennent de trabécules situées en bas de la photo ; les trabécules étant disposées en éventail, les plus extrêmes ne sont pas sectionnées par le plan de coupe ; on observe fort bien les nombreuses stries d'accroissement qui sont décomposables en deux séries : quelques stries assez fortes et visibles, espacées régulièrement ; entre ces stries, d'autres stries beaucoup plus fines et de plus en plus nombreuses de l'intérieur vers l'extérieur ; les deux types de stries indiquent peut-être les années et les saisons. × 215.

3. — *Turbinolia sulcata.* Granule spiniforme sur une face latérale de septe. Sur la cassure normale à l'allongement du septe, la microstructure n'apparaît pas par suite de la recristallisation en calcite. × 1 000.

4. — *Idem.* Columelle styliforme et points de jonction des septes avec celle-ci : les septes du 2e cycle s'y soudent vers sa partie supérieure. Au 1er plan en bas à droite, on voit un septe de 1er cycle, qui se soude à la columelle un peu plus bas. Enfin on voit vers le milieu de la photo à droite un septe de 3e cycle rejoignant un septe de 2e cycle. La columelle est dans l'ensemble peu granuleuse. × 100.

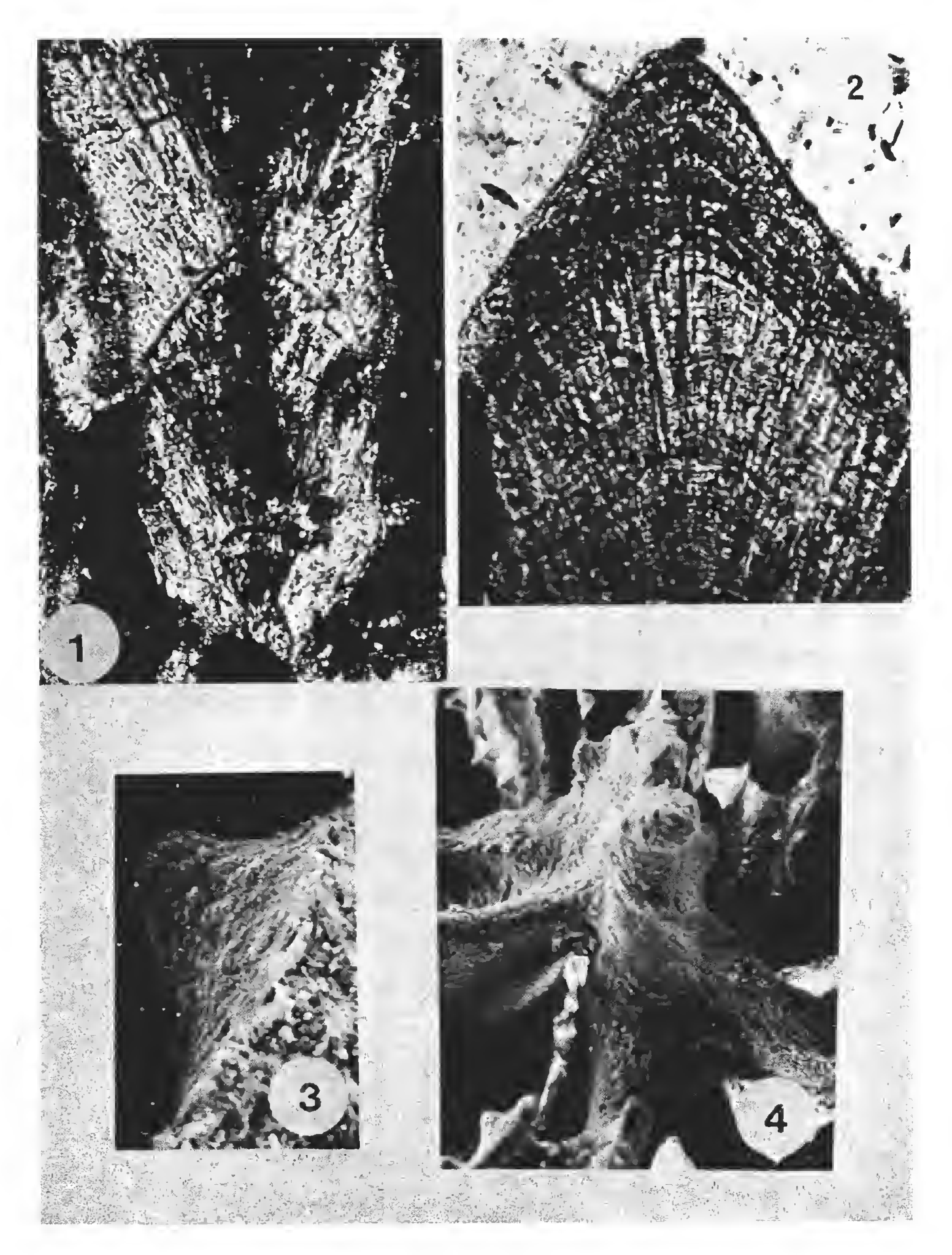


PLANCHE IV

PLANCHE V

1. — *Turbinolia dispar.* Columelle styliforme légèrement comprimée, à laquelle se joignent les septes ; ceux-ci, au-dessus de leur jonction à la columelle, disparaissent apparemment, laissant une columelle tout à fait lisse extérieurement. × 35.
2. — *Turbinolia costata.* Columelle aplatie, sublamellaire, et jonction des septes avec elle ; ceux-ci se prolongent le long de la columelle par des renflements peu élevés couverts chacun d'une file de granules, qui donnent à la columelle un aspect granuleux en surface. × 50.
3. — *Idem.* Microstructure de la columelle en section transversale. × 63.
4. — *Idem.* Microstructure de la muraille et des costo-septes sectionnés transversalement ; seule la microstructure costale est bien conservée, pour les septes et la muraille, seules les lignes sombres sont visibles ; on peut cependant voir que muraille et septes sont en parfaite continuité, et de même structure. × 215.

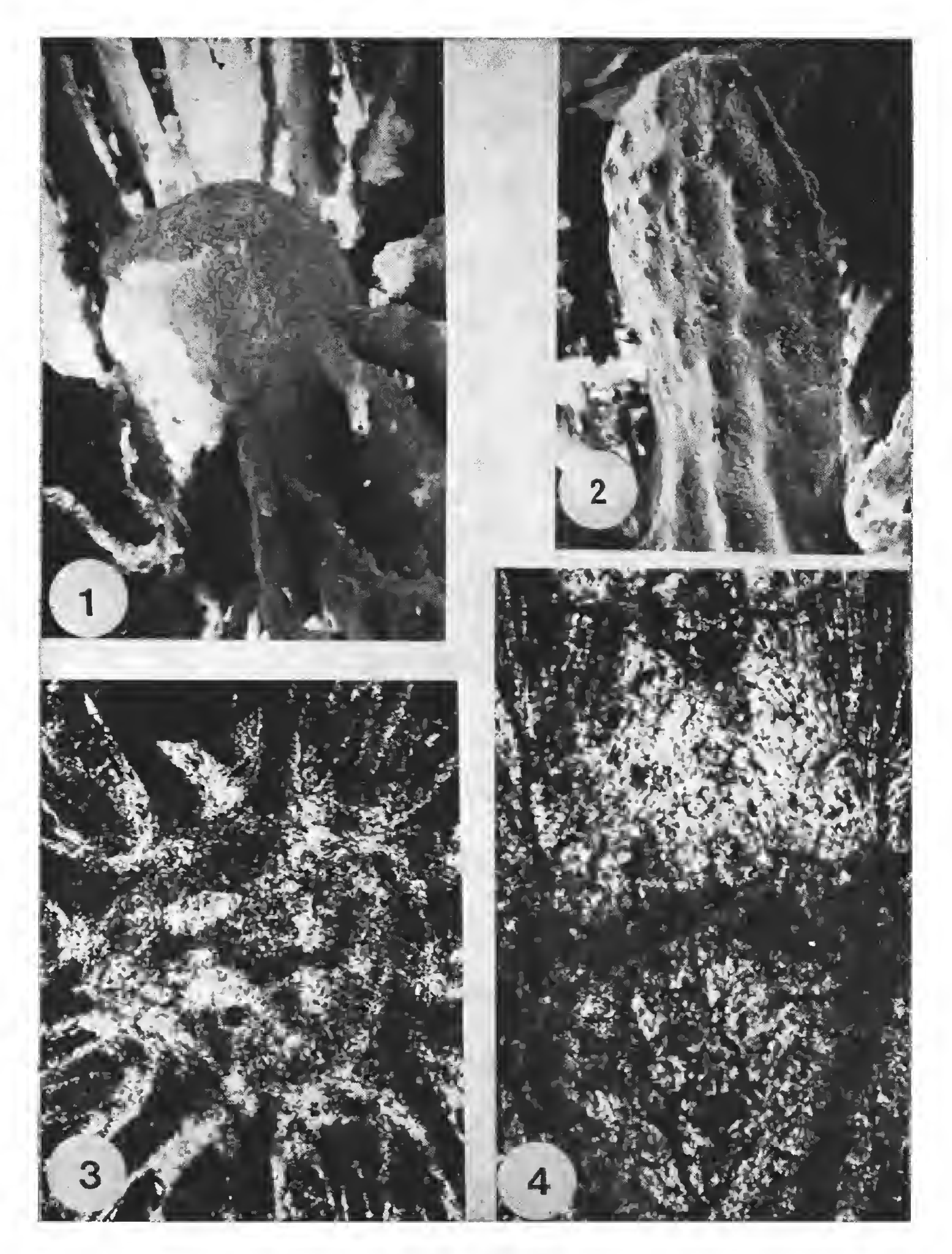


PLANCHE V

PLANCHE VI

Divers stades de développement ontogénique de *Turbinolia* (sections transversales).

1. — *Turbinolia costata*. Stade 12 côtes (section passant sous l'apex). × 30.
2. — *Turbinolia dispar*. Stade 2 septes. × 30.
3. — *Idem*. Stade 5 septes (il manque le 6e à gauche du côté « dorsal »). × 30.
4. — *Turbinolia sulcata*, Stade 6 septes. × 51.
5. — *Turbinolia dispar*. Stade 10 septes (il manque les 2 S2 « dorsaux »). × 30.
6. — *Idem*. Stade 12 septes. × 63.

Toutes les photos sont orientées avec le côté « ventral » vers le haut. Pour mieux comprendre ces différents stades, se reporter aux schémas S1, septe du 1er cycle ; S2, septe du 2e cycle ; S3, septe du 3e cycle.

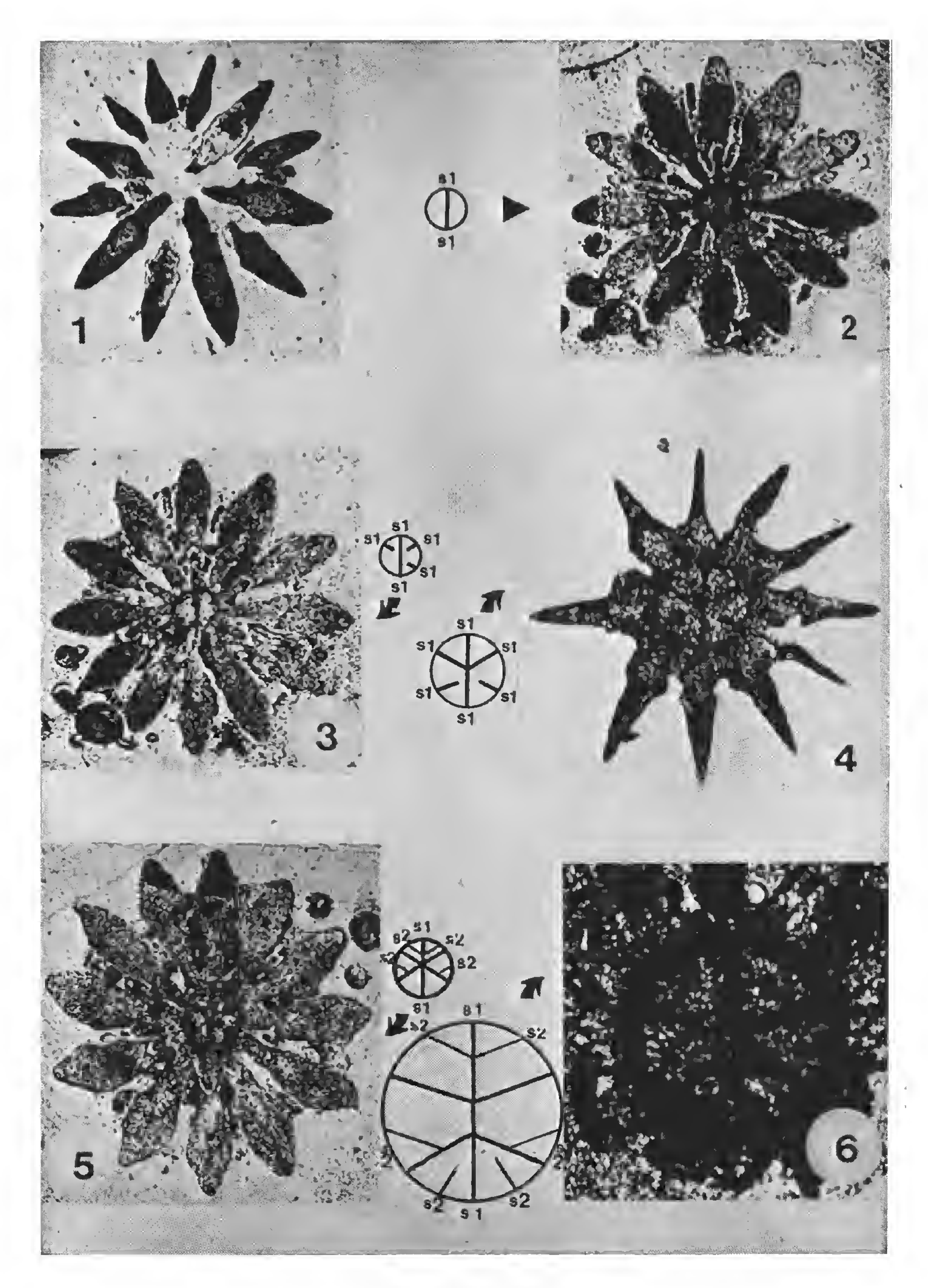

1
s1
s1
2
s1
s1
s1
s1
s1
s1
s1
s1
s1
s1
s1
s1
3
4
s1
s2
s2
s2
s2
s1
s1
s1
s2
s2
s2
s2
s1
5
6

PLANCHE VI

PLANCHE VII

Divers stades de développement ontogénique de *Turbinolia*.

1\. — *Turbinolia dispar*. Stade 12 septes, les 3 S2 (du côté « ventral ») atteignent la columelle. × 30.
2\. — *Turbinolia sulcata*. Stade 12 septes, tous les S2 rejoignent la columelle. 30.
3\. — *Idem*. Stade 16 septes. × 30.
4\. — *Turbinolia costata*. Stade 19 septes. 25.

Comme pour la planche précédente, se reporter aux schémas.

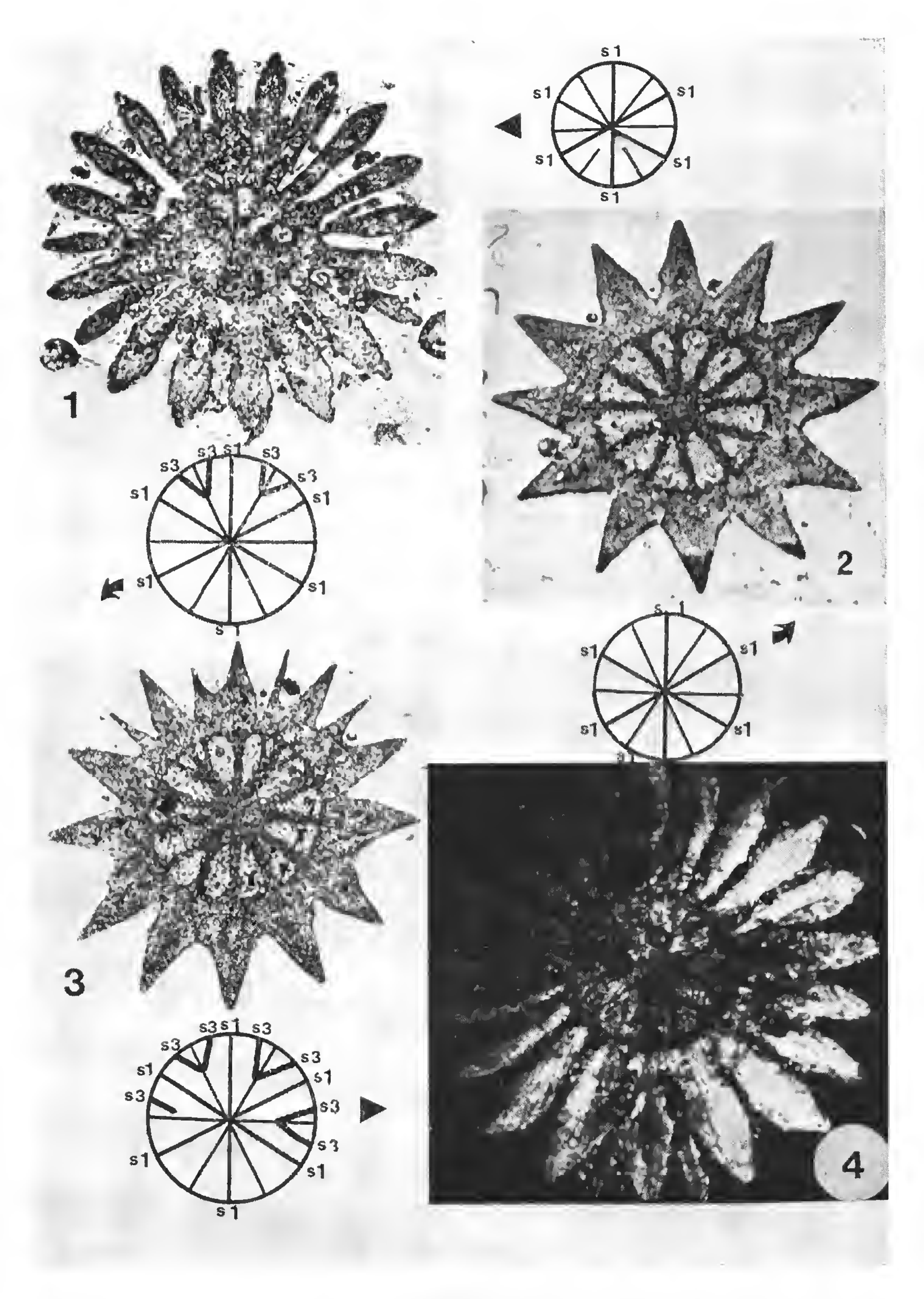


PLANCHE VII

PLANCHE VIII

Divers stades de développement ontogénique de *Turbinolia*.

1. — *Turbinolia sulcata*. Stade 20 septes. × 30.
2. — *Turbinolia costata*. Stade 24 septes. × 18.
3. — *Idem*. Stade 36 septes. × 18.
4. — *Idem*. Stade 40 septes. × 15.

Comme pour les deux planches précédentes, se reporter aux schémas.

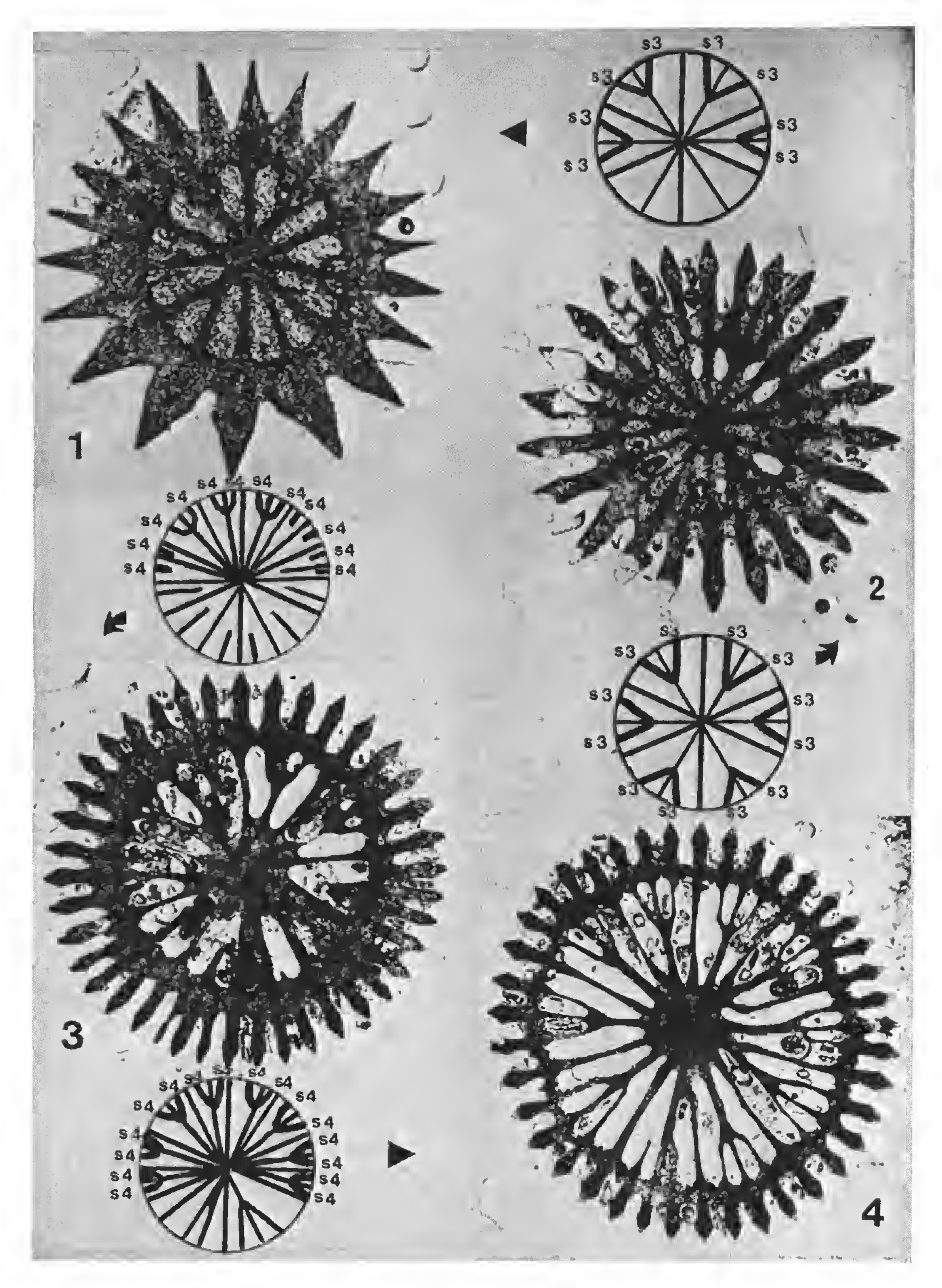


PLANCHE VIII

PLANCHE IX

1. — *Sphenotrochus crispus.* Vue d'ensemble du polypier montrant les caractères généraux de l'espèce : polypier turbiné, à côtes fortement ornées sur une partie de leur longueur, côtes latérales plus saillantes que les autres à la base, apex tourmenté où l'on suit malgré tout les côtes jusqu'à la base ; costo-septes exserts. × 12.
2. — *Sphenotrochus mixtus.* Vue d'ensemble du polypier montrant les caractères généraux de l'espèce : polypier trochoïde, à côtes très peu ornées et seulement près du calice, côtes latérales légèrement saillantes à la base, apex parfaitement régulier où l'on peut suivre les côtes jusqu'à la base ; costo-septes exserts. × 20.
3. — *Sphenotrochus pulchellus.* Vue d'ensemble du polypier montrant les caractères généraux de l'espèce : polypier trochoïde, à côtes du 3e cycle beaucoup plus ornées que celles des deux premiers cycles sur la moitié supérieure du polypier, côtes latérales très saillantes à la base et au sommet, côtes latérales du 3e cycle fortement ornées sur toute leur longueur, apex tout à fait régulier où toutes les côtes se suivent facilement jusqu'à leur base ; costo-septes exserts. × 15.
4. — *Sphenotrochus semigranosus.* Vue d'ensemble du polypier montrant les caractères généraux de l'espèce : polypier turbiné, à côtes fortement ornées sur une grande partie de leur longueur par des tubercules plus ou moins disjoints mais n'empêchant pas de suivre la côte, côtes latérales remplacées par une bordure plus ou moins étendue de granulations arrondies se prolongeant jusqu'à l'apex où elle empêche de distinguer l'origine de la plupart des côtes ; costo-septes exserts. × 12,5.

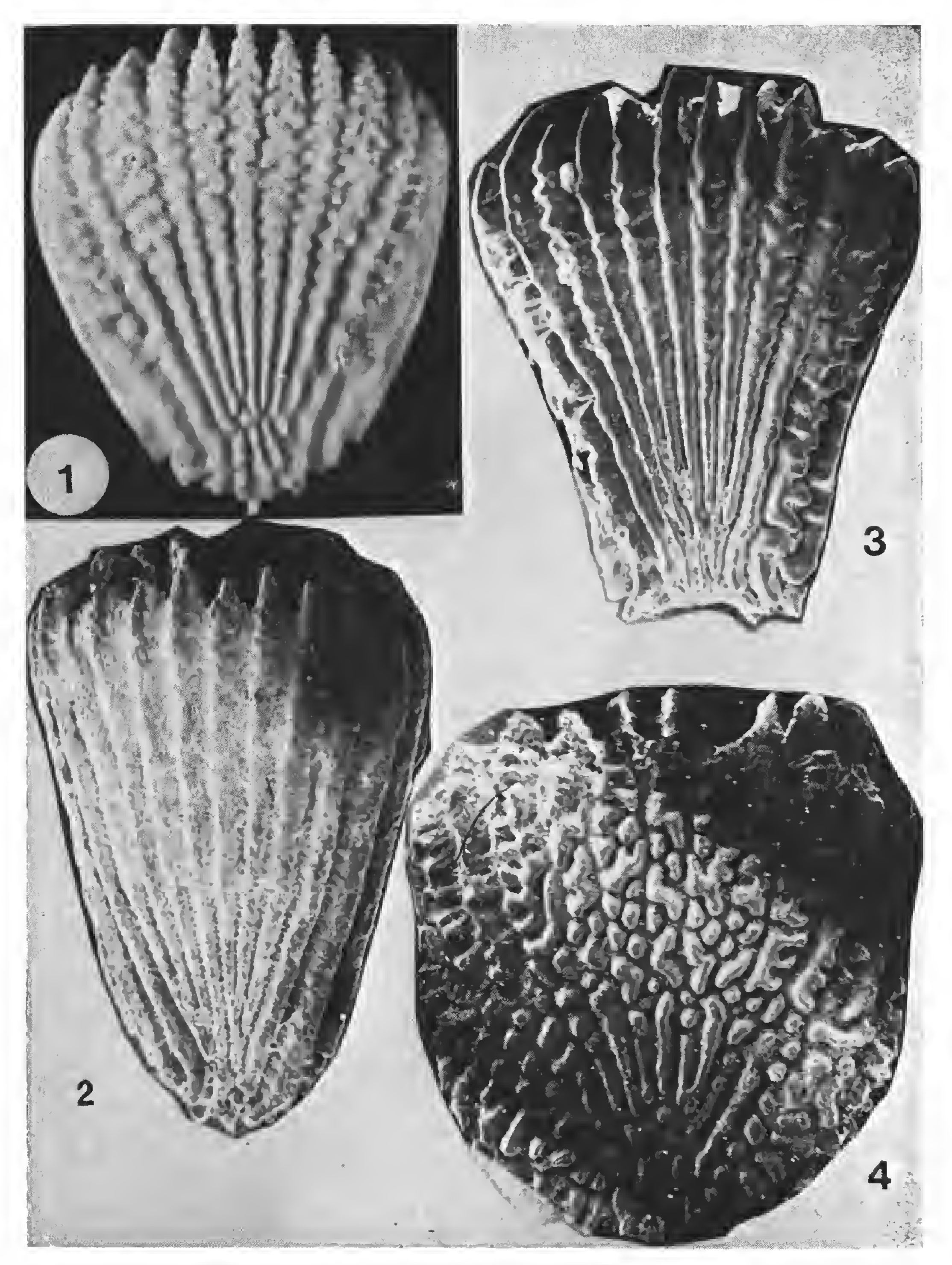


PLANCHE IX

PLANCHE X

1. — *Sphenotrochus mixtus.* Calice montrant la forme comprimée du polypier, la columelle sublamellaire, les septes et leurs rapports avec la columelle : les septes du 3e cycle rejoignent la columelle beaucoup plus bas que ceux des deux premiers cycles. Tous les septes sont élargis au bord périphérique et portent des granules spiniformes moins saillants que les granules arrondis de *S. crispus.* × 30.

2. — *Sphenotrochus crispus.* Vue générale des côtes ; on remarque les pores muraux les plus importants situés entre les tubercules, comme « protégés » par eux ; on distingue également des pores beaucoup plus petits et beaucoup plus nombreux entre les côtes ; on voit également que le bord supérieur des septes est nettement débordant. × 35.

3. — *Idem.* Partie supérieure des côtes montrant les « barres » intercostales séparant de petits pores muraux ; on aperçoit par endroits les pores muraux plus gros entre les tubercules costaux. Le calice se situe vers le bas à droite, hors de la photo. × 80.

4. — *Idem.* Détail de la partie inférieure des côtes permettant de distinguer nettement les pores muraux intercostaux ; on note l'absence de pores muraux plus gros ; on ne trouve ceux-ci que dans la partie supérieure des côtes, entre les tubercules. Le fort grossissement de cette photo estompe légèrement les « barres » intercostales. × 400.

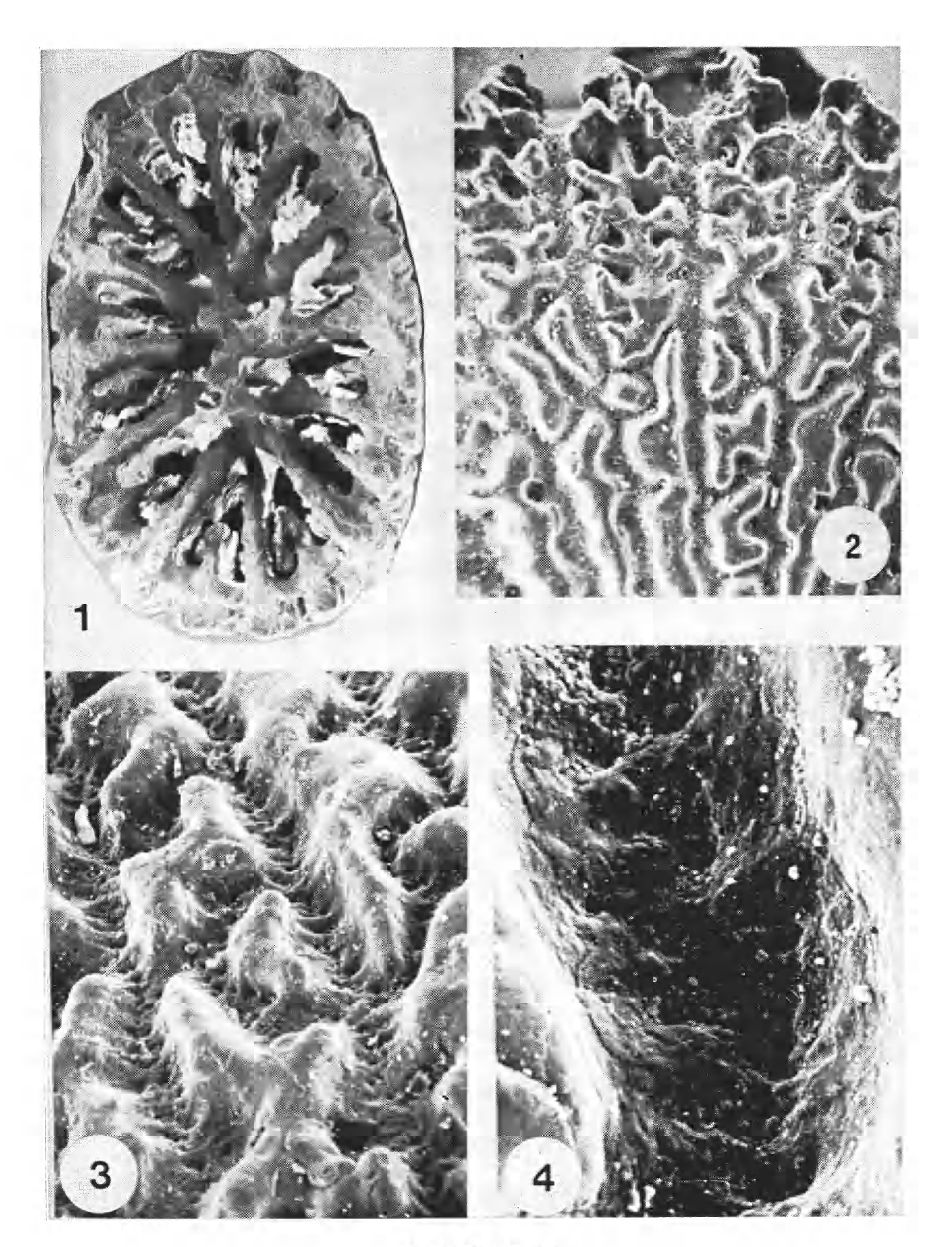


PLANCHE X

PLANCHE XI

1. — *Sphenotrochus crispus.* Détail de la partie supérieure des côtes. On voit très bien les pores muraux principaux et secondaires, les tubercules costaux alternes de part et d'autre de l'axe de la côte, ainsi que les « barreaux » entre les côtes. × 100.
2. — *Sphenotrochus semigranosus.* Section transversale de septe au niveau d'un granule (en bas à gauche du cliché). On voit bien la ligne sombre de centres de calcification et c'est à peu près tout. Les trabécules ne s'incurvent pas au niveau des granules, mais on voit une ligne sombre secondaire partir de la ligne sombre principale pour aller vers l'extérieur et former le granule. C'est le même phénomène que chez *S. crispus*, mais plus net. × 215.
3. — *Sphenotrochus mixtus.* Microstructure costale en section transversale : les lignes sombres dépassent de peu la muraille ; les fibro-cristaux en bouquets que l'on voit vers l'extérieur de la côte sont issus des dernières trabécules visibles en section transversale ; sur ce cliché on observe deux côtes, très proches l'une de l'autre car photographiées à leur base, non loin de la muraille qui se trouve sous la photo. Entre les deux côtes, on voit les zones d'accroissement des deux côtes, continues de l'une à l'autre. × 215.
4. — *Idem.* Microstructure de l'extrémité d'une côte sectionnée transversalement ; aucune trabécule n'est recoupée sur cette section transversale, on voit seulement les fibro-cristaux en éventail provenant des dernières trabécules recoupées sur la figure 3 ; ici on voit nettement les stries d'accroissement costales, très régulièrement disposées et continues : la croissance de cette espèce devait être régulière. × 215.

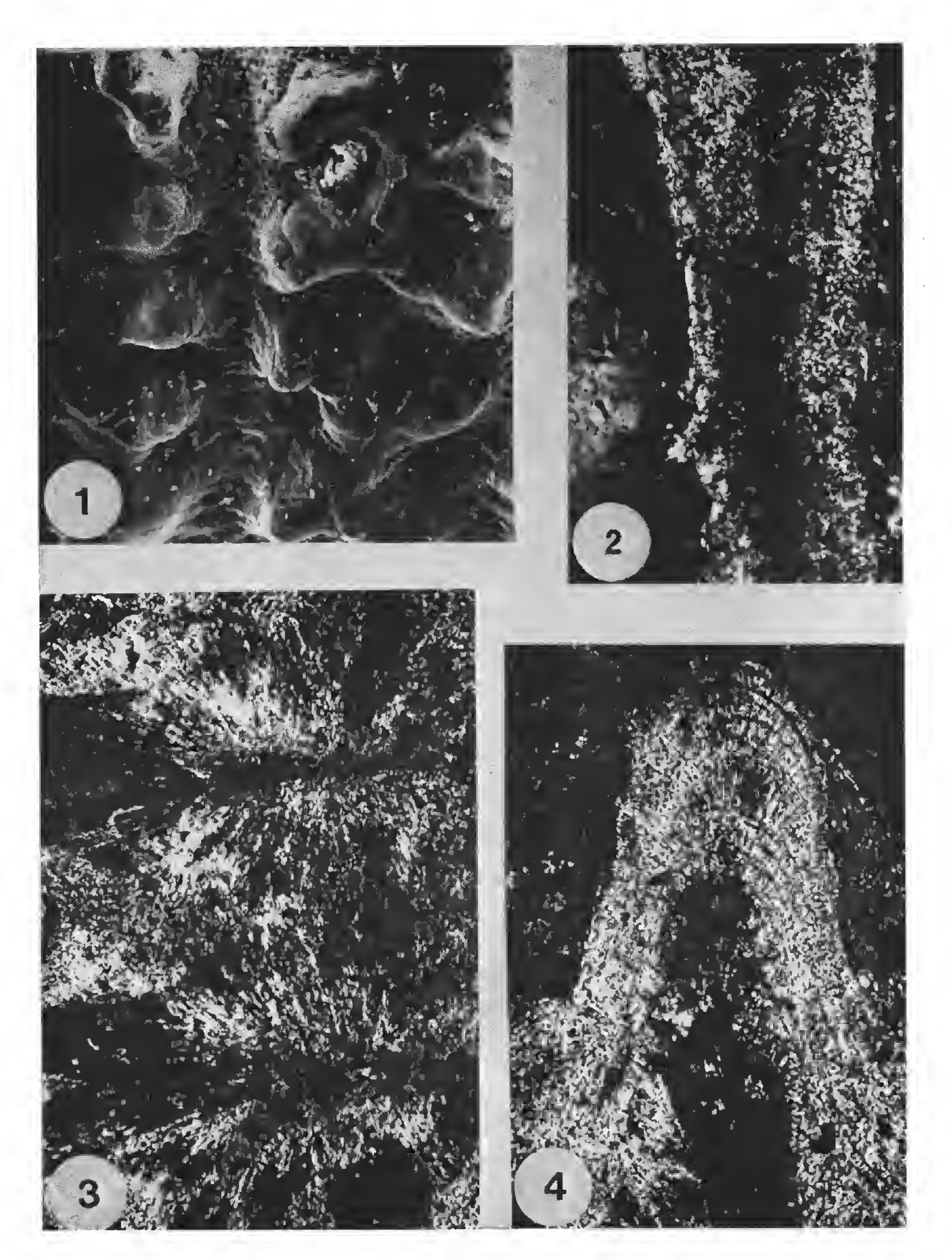


PLANCHE XI

PLANCHE XII

1. — *Sphenotrochus semigranosus.* Microstructure costale en section transversale ; les lignes sombres (1 par tubercule, il y en a 2 ici) dépassent de peu la muraille, les deux bouquets de fibro-cristaux que l'on voit ici semblent diverger de la muraille, ou peu s'en faut, celle-ci se trouve hors du cliché sous la photo ; si les tubercules étaient séparés (comme cela arrive), une section transversale donnerait l'impression de la présence de deux côtes séparées. × 215.
2. — *Sphenotrochus pulchellus.* Bord supérieur de septe, parfaitement inerme. On remarque la disposition en files des granules (que l'on devine plus qu'on ne voit) sur la face latérale de ce septe. × 80.
3. — *Sphenotrochus crispus.* Granule arrondi sur une face latérale de septe. Les granules sont ici beaucoup plus gros que chez *Turbinolia sulcata* par exemple (comparer les grossissements). × 500.
4. — *Sphenotrochus mixtus.* Granule spiniforme sur une face latérale de septe. × 1 000.

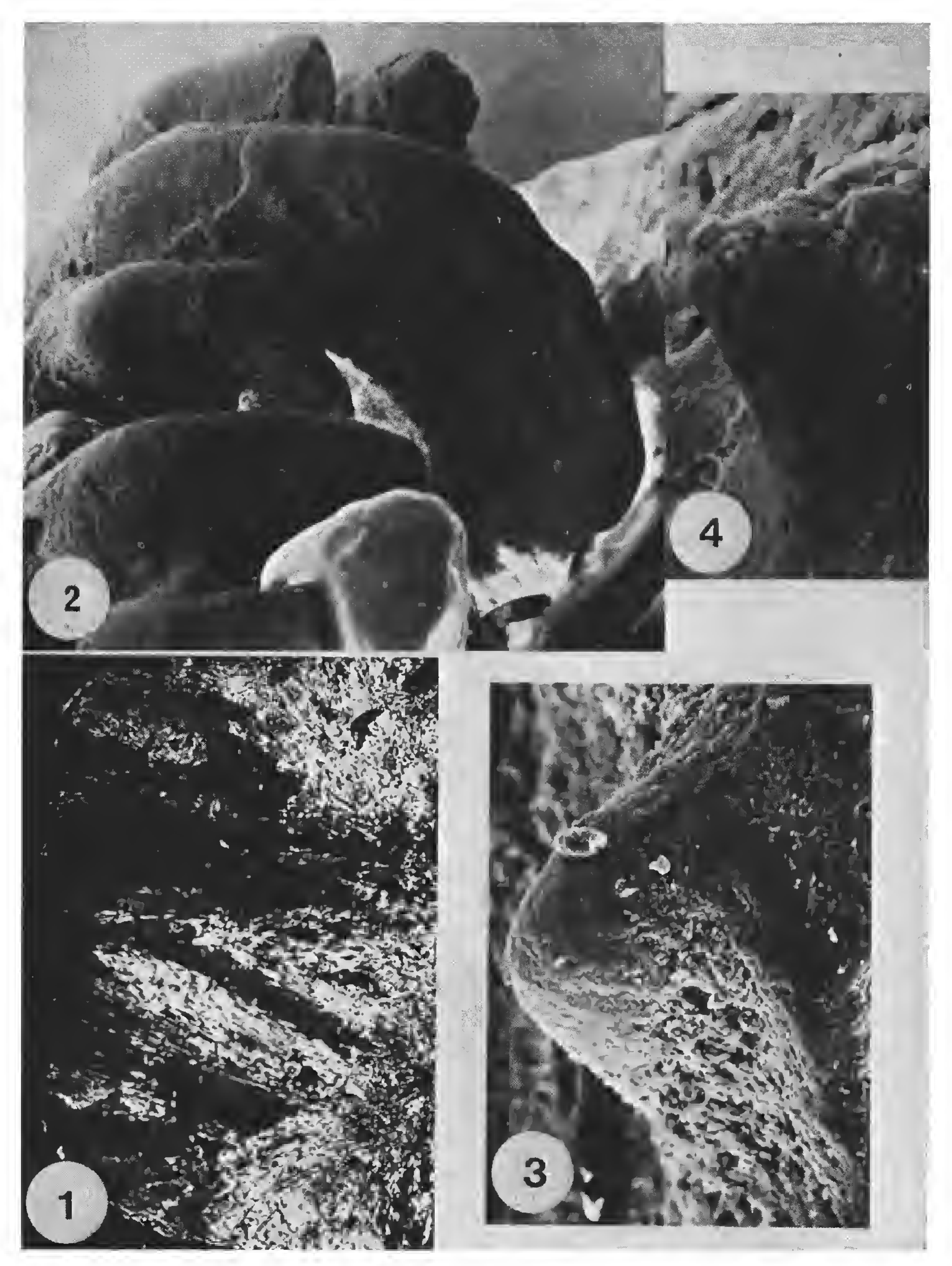


PLANCHE XII

PLANCHE XIII

1. — *Sphenotrochus mixtus*. Bord supérieur de septe vu de dessus. On voit que le bord distal est érodé mais on y voit des pointements de trabécules. D'autre part, on voit bien la disposition des granules en files perpendiculaires au bord distal, ainsi que le bord interne des septes, simple et fin (partie gauche de la photo). × 100.

2. — *Sphenotrochus crispus*. Bord supérieur de côte vu de l'extérieur du calice. On remarque les carènes bien disposées en files perpendiculaires au bord distal de la côte, et montant jusque sur l'arête de celle-ci, lui donnant un aspect crénelé alors que le bord distal du septe correspondant est subinerme. × 200.

3. — *Sphenotrochus mixtus*. Columelle sectionnée transversalement, fortement grossie, montrant sa constitution microsctructurale identique à celle des septes, dont les lignes sombres viennent se joindre à celle de la columelle, qui est assez flexueuse, ce qui explique sa forme à son bord supérieur. × 63.

4. — *Idem*. Microstructure de la muraille en section transversale et rapports de celle-ci avec les côtes et les septes ; on voit bien la nature septothécale de la muraille, dont la ligne sombre est en parfaite continuité avec celle du costo-septe ; on voit également les stries d'accroissement des côtes se prolonger de l'une à l'autre sans hiatus. × 63.

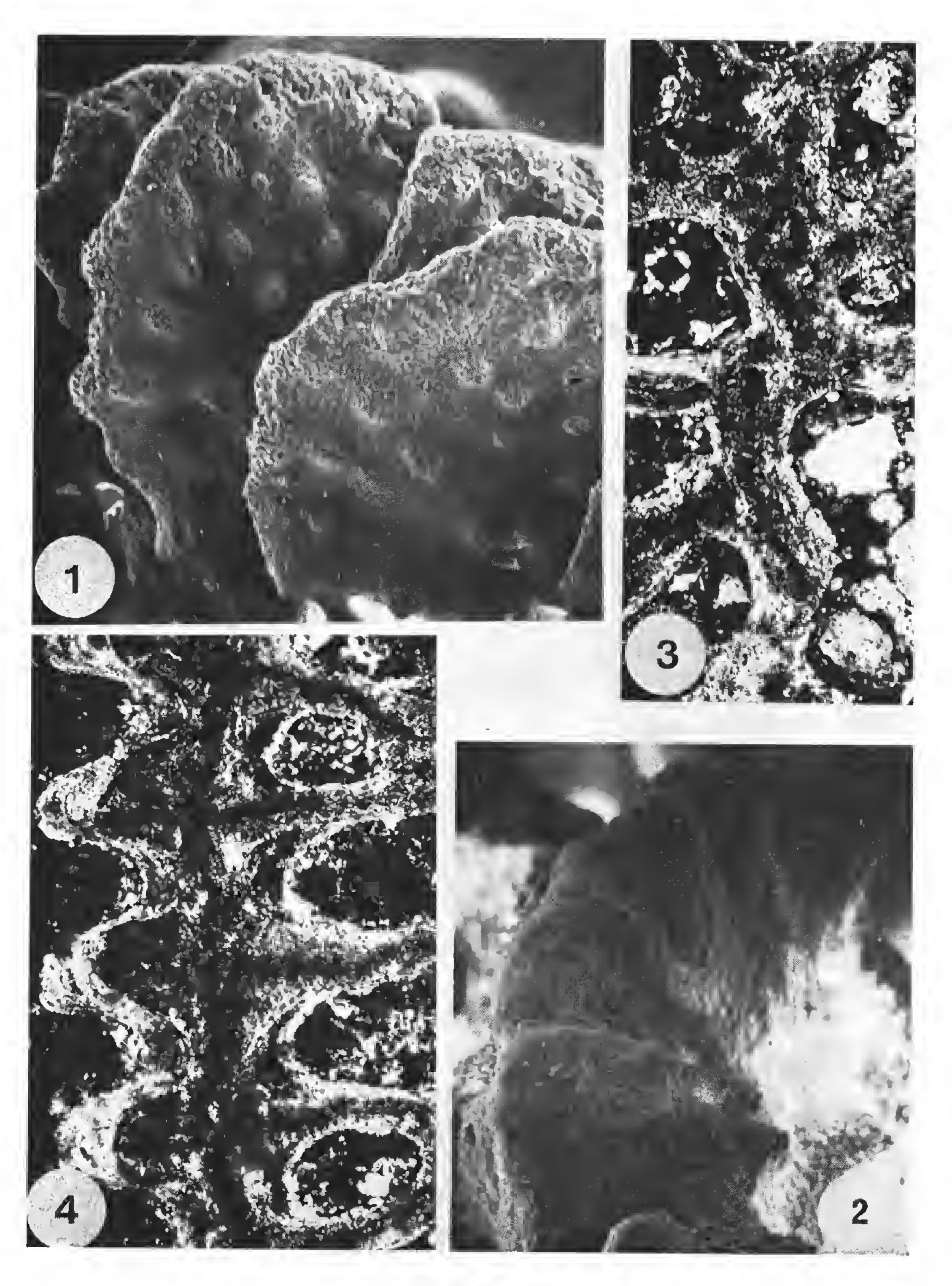


PLANCHE XIII

PLANCHE XIV

Sphenotrochus crispus. Montage permcttant d'observer la microstructure de la muraille ct sa nature septothécale : on voit en effet les sections de sclérodermites passer du septe en bas à gauche dans la muraille (et plus à droite dans la côte, mais on ne la voit pas ici) et s'incurver à nouveau en haut à droite vers le septe suivant. Les septes étant contigus à la base, on trouve le même genre de trabécules tout autour du polypier. Ces trabéeules croissent vers le haut en s'éloignant progressivcment du eentre du caliee : les unes sont des trabéeules septales et les autres deviennent des trabécules murales, mais elles ont une seule et même origine. L'explication de l'aspeet des sclérodermites est donnée dans la partie consacrée à *Turbinolia*. × 2 000.



PLANCHE XIV

PLANCHE XV

Divers stades de développement ontogénique de *Sphenotrochus* (sections transversales).

1. — *Sphenotrochus mixtus*. Apex du polypier englobant une Quinqueloculine ; aucun septe n'est visible, on ne voit autour du Foraminifère que du sclérenchyme qui maintient celui-ci prisonnier de l'apex ; jusqu'au stade 12 septes on ne voit rien de plus. × 552.
2. — *Sphenotrochus semigranosus*. Stade 6 septes. × 27.
3. — *Sphenotrochus mixtus*. Stade 12 septes. × 69.
4. — *Sphenotrochus crispus*. Stade 14 septes. × 36.
5. — *Sphenotrochus pulchellus*. Stade 16 septes. × 33.
6. — *Idem*. Stade 17 septes. × 30.

Les différents stades sont représentés schématiquement figures 1-8 du texte.

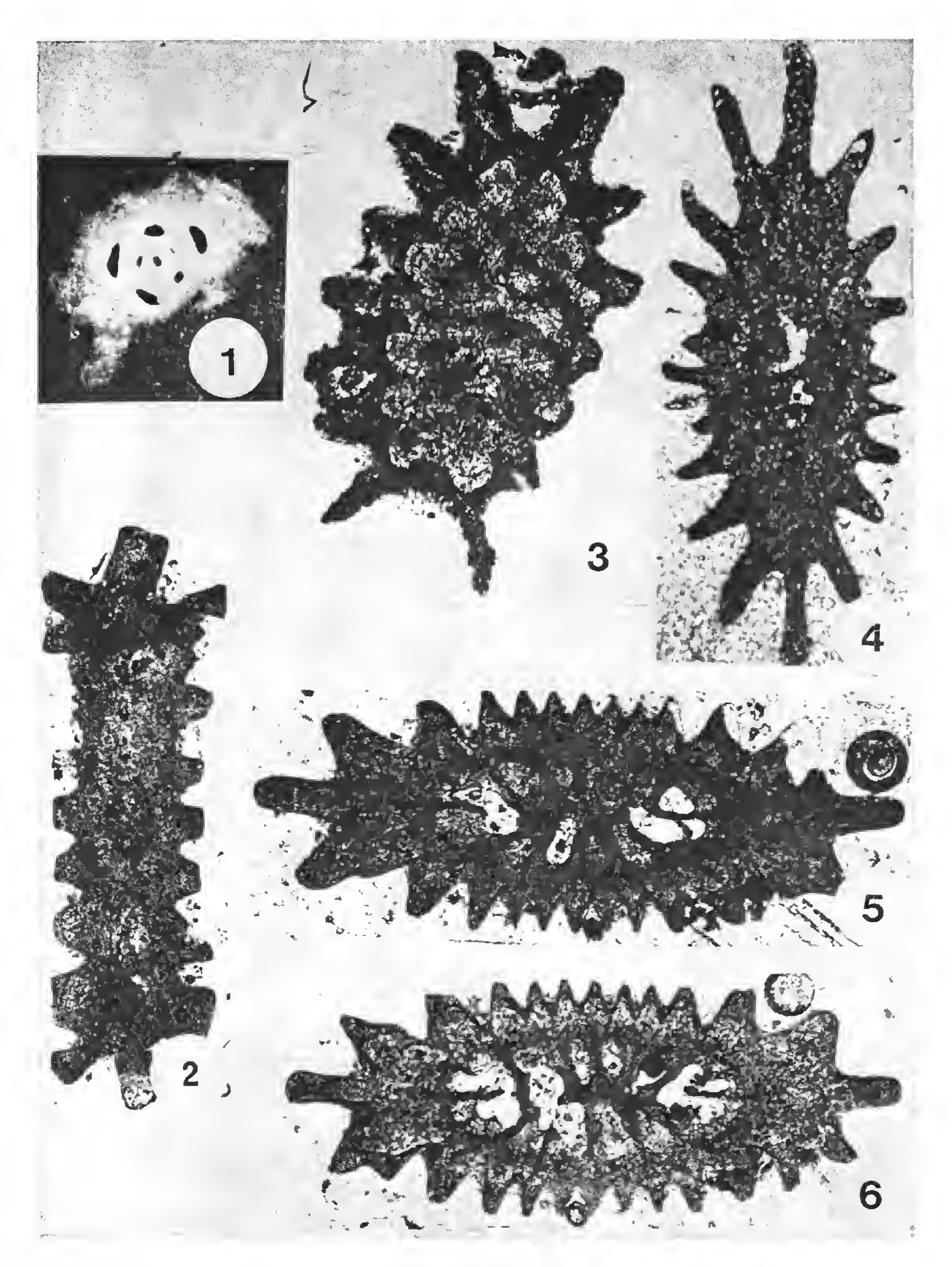


PLANCHE XV

PLANCHE XVI

Divers stades de développement ontogénique de *Sphenotrochus*.

1. — *Sphenotrochus semigranosus*. Stade 18 septes. × 18.
2. — *Sphenotrochus crispus*. Stade 20 septes. × 33.
3. — *Sphenotrochus pulchellus*. Stade 22 septes. × 27.
4. — *Sphenotrochus semigranosus*. Stade 24 septes. × 16,5.

Comme pour la planche précédente, se reporter aux figures 1-8 du texte.

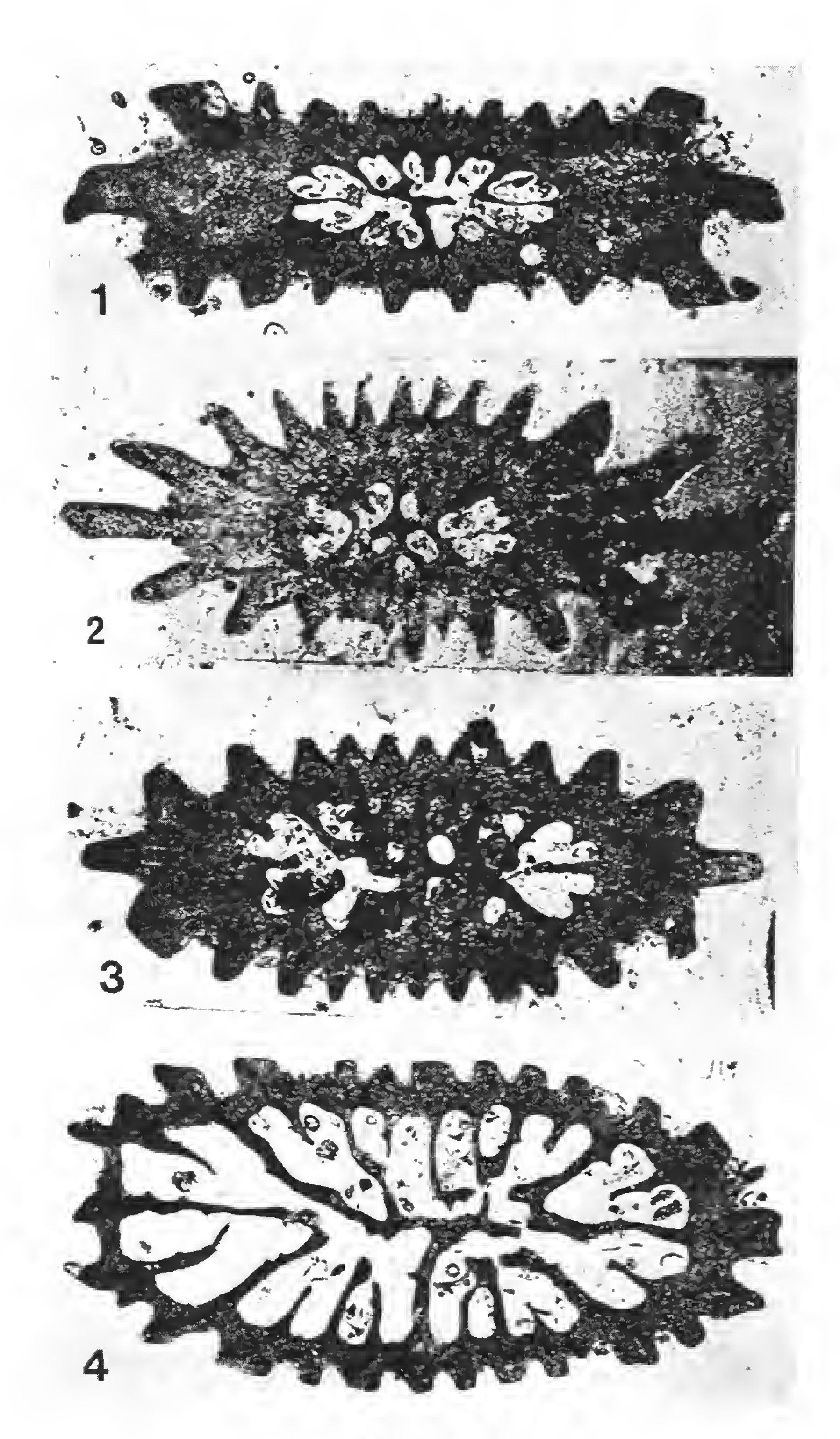


PLANCHE XVI

Achevé d'imprimer le 31 octobre 1980.

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 002 5

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935.
A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées. (Format in-4°.)

A — Zoologie

Dernières parutions

T. 107 — Beveridge (Ian). — A taxonomic revision of the genera *Cittotaenia* Riehm, 1881, *Ctenotaenia* Railliet, 1893, *Mosgovoyia* Spasskii, 1951, and *Pseudocittotaenia* Tenora, 1976 (Cestoda : Anoplocephalidae). 1978, 64 p., 102 fig.
T. 108 — Peignoux-Deville (Jacqueline). — Rôle du corps ultimobranchial (C.U.B.) dans la régulation du métabolisme calcique chez les Poissons Téléostéens. 1978, 71 p., 17 tabl., 11 pl. h.-t.
T. 109 — Auteurs multiples (Loïc Matile, éd.). — Faune entomologique de l'archipel des Comores. 1978, 383 p., fig., pl.
T. 110 — Pelletier (Jean). — Révision des espèces du genre *Marcina* F. Walker (Lépidoptères, Noctuidae, Ophiderinae). 1978, 143 p., 158 fig., 6 pl. h.-t.
T. 111 — Heim (Jean-Louis). — Les squelettes de la sépulture familiale de Buffon à Montbard (Côte d'Or). Étude anthropologique et génétique. 1979, 79 p., 22 tabl., 19 fig., 8 pl. h.-t.
T. 112 — Guinot (Danièle). — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogenèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. 1979, 354 p., 70 fig., 27 pl. h.-t.
T. 113 — Bayssade-Dufour (Christiane). — L'appareil sensoriel des Cercaires et la systématique des Trématodes digénétiques. 1979, 81 p., 42 fig.

A paraître

T. 114 — Boucher (Guy). — Facteurs d'équilibre d'un peuplement de Nématodes des sables sublittoraux.
T. 115 — Atlas des Cercaires.
T. 116 — Betsch (Jean-Marie). — Éléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes).
T. 117 — Illg (Paul L.) & Dudley (Patricia L.). — The family Ascidicolidae and its subfamilies (Copepoda, Cyclopoida), with descriptions of new species.
T. 118 — Tillier (Simon). — Gastéropodes terrestres et fluviatiles de Guyane française.

B — Botanique

T. 26 — Diptérocarpacées. Taxonomie — Phylogénie — Écologie. (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977.) 1979, 162 p., fig. pl.

C — Sciences de la Terre

Dernières parutions

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.
T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.
T. 43 — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

A paraître

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens.

D — Sciences physico-chimiques

T. 4 — Mercier (Christiane). — Synthèse de produits naturels dérivés du noyau diméthyl-2 2,chromène. 1969, 70 p.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.